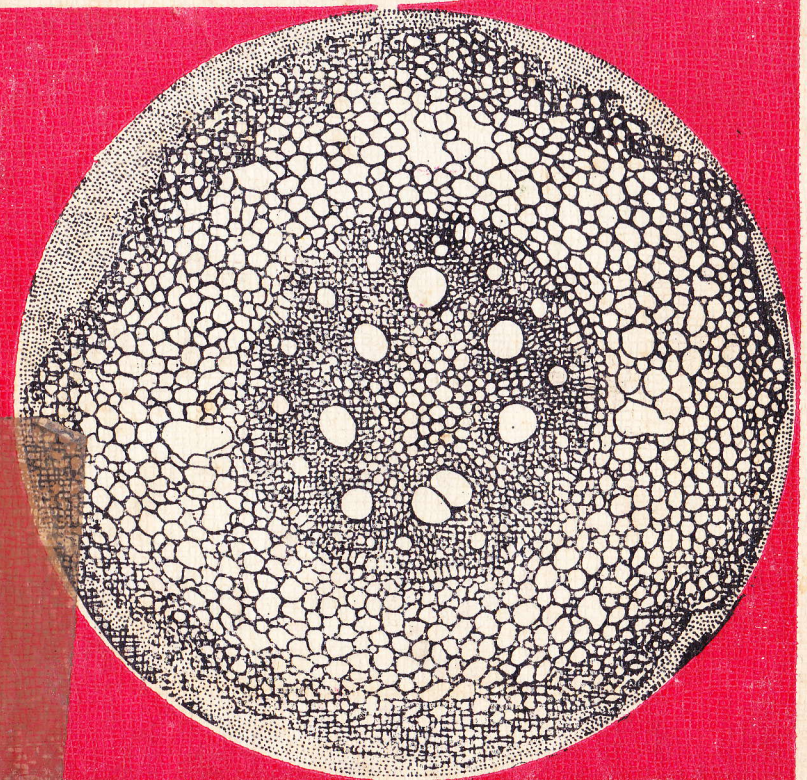
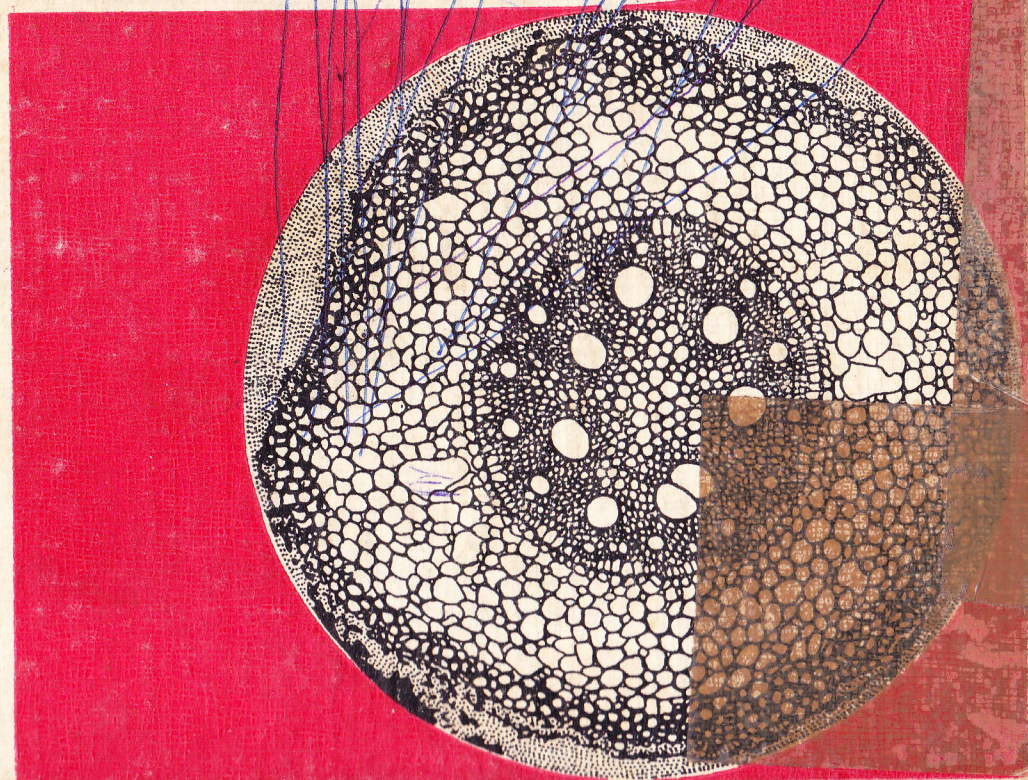
William H. Telfer • Donald Kennedy

Biologia organismelor

EDITURA ȘTIINȚIFICĂ ȘI ENCICLOPEDICĂ



Lei 31



Traducere : M. DUMITRESCU
Note la ediția românească : Gh. NĂSTĂSESCU

Copertă : C. GHEORGHIU-ENESCU

Redactor : LAURA MĂRGINEANU
Tehnoredactor : MARILENA DAMASCHINOPOL
Coli de tipar : 24. Bun de tipar : 6.09.1986

Tiparul executat sub comanda nr. 20 la I. P. „Filaret", str. Fabrica de chibrituri nr. 9—11, București, Republica Socialistă România

WILLIAM H. TELFER,
DONALD KENNEDY

BIOLOGIA ORGANISMELOR

EDITURA ȘTIINȚIFICĂ ȘI ENCICLOPEDICĂ
București, 1986

Desenele executate de : CEZAR MELAMEDMAN

Copyright c 1965 by John Wiley & Sons, Inc.
1 0 9 8 7 6 5 4 3 2
Library of Congress Catalog Card Number :
65-19472
Printed in the United States of America

CUVÎNT ÎNAINTE

Ideea acestei trilogii s-a conturat cu ocazia unei întruniri inițiate de Editura John Wiley & Sons, ce a avut loc în iunie 1960 și la care au participat : prof. David Nanney (Universitatea din Illinois), Robert MacArthur (Universitatea din Pennsylvania), Joseph Gall (Universitatea din Yale), Peter Ray (Universitatea din Michigan), William Van der Kloot (Facultatea de medicină a Universității din New York) și Clifford Grobstein (Universitatea Stanford). Peste un an, cele trei cărți erau deja schițate, discutate și corelate între ele, cu ocazia unei alte întruniri ce s-a ținut la Arboretum-ul „Morris" al Universității din Pennsylvania. Majoritatea autorilor au luat parte la această întrunire care s-a bucurat de amabilitatea și sfaturile competente ale prof. David Goddard (Universitatea din Pennsylvania). La cele două întruniri s-a făcut simțită o comunitate de țeluri, care, sperăm că se reflectă în volumele triologiei.

În ce a constat această comunitate de țeluri? În linii mari, s-a pus problema unei orientări noi în predarea biologiei, menită să țină pasul cu mai multă eficiență și putere de convingere cu revoluția pe care o cunoaște această știință. Ne-am bucurat să constatăm că pe lîngă acest obiectiv comun, participanții aveau și o viziune comună privind căile de realizare a lui. Am ajuns la concluzia — care la acea dată nu era încă atît de clară — că această viziune aparține multor biologi. La nivele universitare se practică în mod curent și cu promptitudine revizuirea cunoștințelor de biologie, deoarece pedagogii (dintre care mulți sînt și cercetători) își dau seama, aproape în același timp, de rămînerile în urmă pe care le prezintă manualele didactice, față de progresul rapid al cercetării.

Această concepție unitară s-a tradus în adoptarea cîtorva principii fundamentale de organizare a celor trei volume. Primul dintre acestea constă în abordarea problemelor din punctul de vedere al „nivelului", pe baza recunoașterii faptului că lumea vie este alcătuită dintr-o ie-

rarhie de planuri de organizare care nu pot fi înțelese decît prin examinarea amănunțită a celulelor, organismelor și populațiilor. Ca și în cazul diferitelor nivele de organizare tratate de științele fizice, fiecare nivel din lumea vie prezintă caracteristicile sale distinctive. Biologul este, de aceea, obligat să acorde atenție legăturilor dintre proprietățile diferitelor nivele. Considerăm (spre deosebire de vitaliștii din trecut) că, în cea mai mare parte, comportamentul ființelor vii poate fi explicat pe baza proprietăților componentelor sale, deși trebuie să recunoaștem că numeroase proprietăți ale acestor componente nu pot fi decelate în sisteme izolate. Totodată, trebuie să admitem că entitățile biologice de nivel inferior sînt strict dependente de proprietățile celor de nivel superior, cărora le aparțin. Proprietățile sistemelor biologice s-au dezvoltat pe baza mecanismelor moleculare și a forțelor evoluției; acești poli opuși explică organizarea și unitatea vieții.

Un al doilea principiu se referă la sublinierea contradicției dintre uniformitatea și varietatea lumii vii. Cele mai importante generalizări ale biologiei sînt cele care se aplică tuturor (sau aproape tuturor) formelor de manifestare a vieții. Diversitatea nesfîrșită a vieții este o realitate, dar examinarea ei este tot nesfîrșită și nu poate oferi avantajele unui punct de vedere în care atenția este concentrată asupra vieții *in toto*.

Un al treilea principiu a fost dictat de considerentele asupra probabilității cunoștințelor anterioare ale cititorului. Ce experiență în biologie și ce cantitate de informații posedă, de exemplu, studenții începători? Îmbunătățirile învățămîntului biologic au fost spectaculoase, ca și în cazul matematicii și al științelor fizice. În viitor vom întîlni tot mai mulți studenți bine pregătiți, pentru care schemele anterioare de predare vor fi depășite. Încercînd să împăcăm toate nivelele de pregătire anterioară, nu putem să facem abstracție nici de studenții care au luat deja contact efectiv cu conceptele fundamentale din fizică, chimie, matematică și biologie.

În sfîrșit, am considerat că, deși frecvent știința este privită ca „un bagaj de cunoștințe" și prezentată sub forma descrierii stadiului actual al acestui „bagaj", am considerat că totuși o asemenea tratare a materialului ar fi destinată unei îmbătrîniri premature. Știința este mai mult decît un bagaj de cunoștințe: ea este un proces. În timp, înțelegerea procesului este mai semnificativă decît cunoștințele referitoare la una din etapele sale particulare. Este important așadar să se prezinte aspectele teoretice a cît mai multe probleme și elemente esențiale pentru dezvoltarea lor ulterioară.

Acestea au fost principiile și intențiile propuse. Valabilitatea și eficiența lor trebuie judecate în practică. Fiecare din aceste cărți poate

fi folosită separat ca o prezentare a nivelului respectiv abordat. Ele au fost elaborate însă pornind de la premisa că nici un nivel al organizării biologice nu poate fi înțeles pe deplin fără a se lua în considerare celelalte două nivele. De aceea, cele trei cărți* vor fi mult mai utile împreună și în ordinea firească — celulă, organism, populație. În acest fel cititorul va profita mai mult de continuitatea și coerența ce se manifestă în cercetarea biologică din ultimele două decenii.

Autorii și CLIFFORD GROBSTEIN
(coordonatorul trilogiei)

---

* Herbert Stern și David Nanney, *Biologia celulei*, Editura Științifică, București, 1969; Robert Mac Arthur și Joseph Connell, *Biologia populațiilor*, Editura Științifică, București, 1970.

PREFAȚĂ

Deși majoritatea biologilor sînt de acord cu definiția organismului, conținutul biologiei *organismului este înțeles, paradoxal, în moduri foarte diferite. După ce specialiștii în biologia celulară și în cea a populațiilor și-au definit domeniile lor, ceea ce a rămas apare, la prima vedere, ca o aglomerare de informații disparate. Utilitatea împărțirii biologiei în conformitate cu cele trei nivele de organizare se confruntă cu problema găsirii unui cadru adecvat pentru biologia organismului.*

Ceea ce rămîne după despărțirea domeniilor biologiei celulare și biologiei populațiilor s-a dovedit a consta în mod evident din disciplinele tradiționale de anatomie, reproducere și embriologie, fiziologie comparată, și din etologie. Deși descurajați la început de perspectiva de a reuni pur și simplu aceste materii într-o singură carte, ne-am dat seama pe parcurs că cercetătorul începător, încă puțin familiarizat cu problemele tradiționale ale biologiei, ar putea găsi separația lor clasică oarecum artificială. Pe această bază am ajuns să desprindem trei concepte biologice generalizatoare care pot conferi unitate cărții. Unul din acestea este teoria celulară, al doilea, conceptul adaptării, iar cel de-al treilea, nevoia de integrare ce se manifestă la toate organismele. Prin aceasta, obiectivul nostru a devenit examinarea modului în care o celulă sau un agregat de celule se dezvoltă și funcționează în mod unitar ca organism echipat pentru exploatarea unei nișe ecologice limitate.

Presupunem că mulți colegi ne vor acuza că am făcut legături forțate între domeniile lor și ne întrebăm retrospectiv dacă nu cumva au dreptate. Sperăm însă că cititorii vor aprecia încercările noastre și poate le vor duce mai departe în viitor.

Sîntem recunoscători numeroșilor colegi care au citit părți ale manuscrisului, printre care William G. van der Kloot, Winslow R. Briggs, Richard Holm, Paul Ehrlich, Sidney Rodenberg, Paul B. Green, Ralph O. Erickson și W. John Smith; mulțumim, de asemenea, autorilor celorlalte

volume ale triologiei pentru același ajutor. Clifford Grobstein a participat la proiectarea acestei cărți de la început și, pe parcurs, a citit-o în diferite stadii; îi mulțumim atît pentru valoarea practică a sugestiilor sale, cît și pentru insistențele sale de a ne conforma principiilor trilogiei ori de cîte ori am fost tentați să ne abatem de la ele. In sfîrșit, salutăm răbdarea și bunăvoința soțiilor noastre, care, nu numai că au „supraviețuit" acestei experiențe, dar și-au găsit și timpul de a fi gazdă și critic (Mary A. Telfer) și de a întocmi indexul (Jeanne Kennedy).

WILLIAM H. TELFER
Philadelphia, Pennsylvania

DONALD KENNEDY
Stanford, California

CUPRINS

Cuvînt înainte 5
Prefață 9

1. PROBLEMA DIVERSITĂȚII 13
Populația și organismul 14
Descifrarea diversității; clasificarea organismelor 22
Celula și organismul 25
Biologia organismului 29

2. BIOLOGIA MICROORGANISMELOR 32
Virusurile 32
Bacteriile 43
Plantele și animalele unicelulare 55

3. ORGANISMELE PLURICELULARE 83
Forme intermediare 83
Structura organismelor pluricelulare 90
Pluricelularitatea ca strategie adaptativă 105
Originea evolutivă a pluricelularității 109

4. REPRODUCEREA LA ORGANISMELE PLURICELULARE 112
Forme de reproducere 113
Mecanismele reproducerii 117
Diversitatea ciclurilor reproductive 136
Aspectele nutriționale ale reproducerii 141
Diseminarea descendenților 142

5. DEZVOLTAREA 144
Creșterea ca sporire a masei 144
Creșterea diferențiată 150
Mișcările morfogenetice 166
Diferențierea 178
Controlul diferențierii 193
Modelarea 200
Ereditatea și dezvoltarea 203

6. METABOLISMUL ORGANISMELOR PLURICELULARE 209
Metabolismul global al organismului 210

Schimburile cu mediul 215
Transportul intern 243
7. INTEGRAREA 265
Controlul hormonal 265
Sistemul nervos 266
Bibliografie suplimentară 283
Index 371
375

1

Problema diversităţii

Termenul „organism" reprezintă un concept cu care oricine este familiarizat din viaţa de toate zilele. Chiar şi un cititor complet lipsit de experienţă are cunoştinţe operaţionale despre organisme, intuieşte fantastica lor diversitate[1] dimensională şi morfologică şi îşi poate da seama de activităţile şi nevoile lor. Trecînd în revistă întreaga gamă de structuri ce pot fi considerate ca organisme, problema criteriului şi a definiţiei nu se pune decît în puţine cazuri mai speciale. De exemplu, în cazul unor forme coloniale, un individ este atît de intim asociat cu alţi indivizi, încît îşi pierde individualitatea sa fizică şi funcţională şi, de aceea, nu este uşor de spus dacă trebuie considerată ca un organism întreaga colonie sau fiecare individ din care ea se compune. Asemenea cazuri ridică mai degrabă probleme semantice speciale decît dificultăţi practice cu caracter general, aşa încît ele nu diminuează claritatea conceptului nostru despre organism ca individ viu bine delimitat.

Primul obiectiv pe care ni l-am propus în această lucrare se referă la organismul individual: originea, structura şi modul său de funcţionare. Orice încercare de a atinge acest obiectiv este însă pusă faţă în faţă cu o problemă practică de importanţă majoră. În literatura biologică au fost descrise cca 2 milioane de specii. Această cifră dovedeşte uriaşele străduinţi ale taxonomiştilor care au colectat, descris şi clasificat fiecare din aceste specii şi a căror muncă, dealtfel, este departe de a fi încheiată. Totodată, această cifră ne interesează direct, deoarece exprimă concis şi elocvent diversitatea organismelor. Ce afirmaţii ge-

[1]Diversificarea formelor în procesul evoluţiei este o necesitate care rezultă din însuşi modul de acţiune al selecţiei. Ea (diversificarea) trebuie înţeleasă ca noţiune aplicabilă pentru a caracteriza complexitatea specifică lumii animale şi vegetale şi nu în sensul de a desemna deosebirile dintre indivizii aceleiaşi specii (variabilitate), aşa cum se înţelege în multe locuri pe parcursul lucrării (*n. ed. rom.*).

nerale s-ar putea face despre 2 milioane de tipuri de organisme, cu 2 milioane de tipuri structurale diferite și cu 2 milioane de moduri de viață diferite? Este oare, într-adevăr, o *biologie a organismelor* un ansamblu de principii și probleme valabile de la *Escherichia coli* și pînă la *Sequoia sempervirens*, de la amibă la elefant și de la viperă la crin? Sau ar trebui să ne mulțumim cu obiectivul complet nepractic de a încerca să înțelegem fiecare din cele 2 milioane de tipuri în parte, sau cel mult de a încerca să înțelegem structura și funcțiile cîtorva zeci de exemple?

Una din tezele de bază ale acestei cărți este aceea că o biologie generală a organismelor nu este un obiectiv atît de nepractic pe cît ar putea să pară considerînd diversitatea speciilor. Organismul reprezintă nivelul intermediar dintre celelalte două nivele de organizare biologică, celula și populația, la care principiile general valabile pentru toate formele de viață sînt ușor de recunoscut. Ca și în cazul pieselor turnate după o matriță, organismul are anumite proprietăți generale imprimate în el de către matriță: fiecare organism este o unitate într-o populație formată din multe organisme cu structură și comportament similare; competiția care ia naștere între ele, una din problemele majore ale biologiei populației, a avut urmări profunde asupra naturii organismului individual. Pe de altă parte, fiecare organism este, de fapt, fie o populație închegată de celule, fie o celulă individuală, ceea ce, de asemenea, are consecințe generale asupra structurii organismelor, și asupra modului lor de existență. Ar fi util să începem prin a examina fiecare din aceste relații în parte.

POPULAȚIA ȘI ORGANISMUL

Biologia populațiilor s-a ocupat, se pare cu succes, de evoluția diversității. Nu mai este necesar să insistăm nici asupra mecanismelor propuse, nici asupra fundamentării lor, deoarece au fost tratate într-un alt volum din această trilogie*. Ele s-au născut din analiza naturii organismelor și a modului în care interacționează. Principalele probleme care se pun pentru noi sînt următoarele:

Într-un anumit stadiu al vieții lor, organismele lasă în general descendenți, a căror viață, structură și comportare vor semăna cu cele ale genitorilor lor. De aici decurge necesitatea considerării existenței mecanismelor eredității. Ereditatea poate fi totuși accidental modificată, ceea ce dă naștere unor variante ereditare, sau mutanți; acumularea acestora în decursul unor perioade îndelungate conferă populației

* Robert MacArthur și Joseph Connell, *Biologia populatii lor*, traducere în limba română de Gr. Strungaru, Editura Științifică, București, 1970.

o considerabilă rezervă de mutații. Astfel, o populație de organisme, chiar dacă satisface criteriile unei singure specii, constă în indivizi cu garnituri ereditare. În generațiile următoare, compoziția populației se poate schimba. Prin procesul selecției naturale, descendenții unor indivizi ajung să fie mai numeroși decît descendenții altora și pot fi considerați ca mai bine adaptați. Prin acțiunea continuă a mutației, recombinării genetice și a selecției naturale, structura, fiziologia și comportamentul organismelor din care se compune populația se pot modifica progresiv de la o generație la alta. În general, natura acestei modificări nu e întîmplătoare sau indiferentă, deoarece adaptabilitatea este legată de eficiența organismului în procurarea energiei și a materiei din mediul înconjurător și în producerea de descendenți pe baza acestora.

Adaptarea și eficiența organismelor

Pentru natura organismelor, este de o importanță fundamentală faptul că, datorită selecției naturale, modificările evolutive ale organismelor au fost neîncetat dirijate în sensul unei mai mari eficiențe, acestea schimbîndu-se în perfectă concordanță cu un mediu înconjurător variabil. În consecință, în urma evoluției ar rezulta organisme „modeste" dar eficiente, organisme care nu au energie de risipit pentru activități care le-ar împiedica să-și exercite funcțiile esențiale, adică procurarea materiei și a energiei, cît și dezvoltarea unei stări de competență reproductivă în lansarea descendenților. Astfel, adaptarea evolutivă sugerează o ajustare extrem de fină a organismului față de mediu. Organismul nu există independent; întregul său mod de viață este rezultatul perfecționării, al succesului competitiv din sînul multor generații de antecedenți înzestrați cu o multitudine de genotipuri diferite. Așadar, pînă în cele mai fine detalii ale organizării lor, organismele sînt alcătuite și funcționează într-un mod perfect explicabil prin propria lor existență.

Să considerăm, de exemplu, relația dintre structură și funcție în cazul unei frunze. Ca sediu al fotosintezei într-o plantă, frunza trebuie să fie punctul de convergență al energiei și al tuturor materialelor necesare asamblării moleculelor de hidrați de carbon. Anatomia sa este în concordanță cu această funcție. Cloroplastele echipate cu pigmenții necesari pentru absorbția luminii sînt prezente din abundență. Din cauza formei aplatizate a frunzei, cloroplastele sînt în așa fel dispuse, încît, în general, nu se suprapun între ele; frunzele învecinate sînt aranjate pe tulpină după un sistem care reduce la maximum gradul de umbrire a lor (fig. 1-1). În dezvoltarea unui arbore, cantitatea de energie și materie pentru formarea de frunze și cloroplaste inutile, umbrite

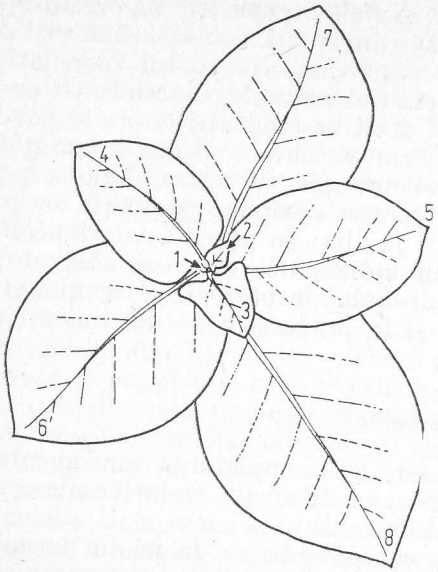
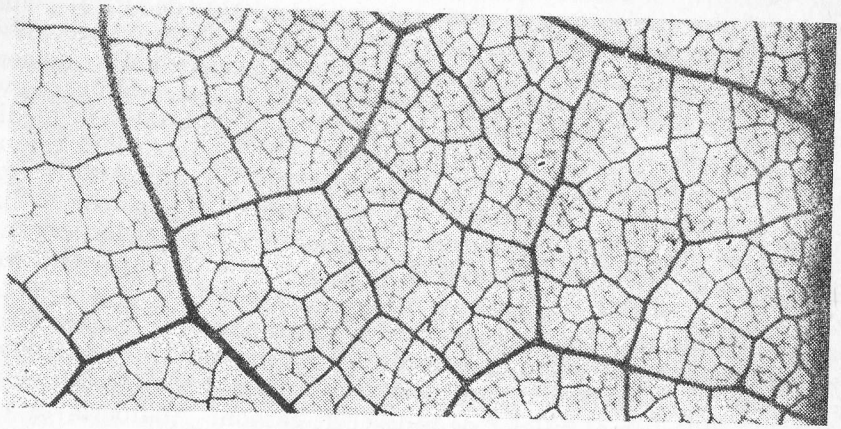


Fig. 1—1. Vedere apicală a unei tulpini de tutun, în care se distinge dispoziția a opt frunze succesive (după K. Esau, *Plant Anatomy*, Wiley,, 1953, p. 341).

Fig. 1—2. Nervațiunea frunzei de *Liriodendron*. Nervura mediană este cea groasă din extrema dreaptă a figurii (după K. Esau, *Plant Anatomy*, p. 687).



de alte părți ale aceleiași plante, este minimă. Nervurile îngroșate și pețiolul susțin frunza în poziția în care suprafața sa plană intersectează raza de lumină și nu în poziție paralelă cu raza de lumină. Nervurile se ramifică în limbul frunzei în așa fel încît celulele ce conțin cloroplaste să nu se afle la distanță mai mare de 1 mm de elementele conducătoare care furnizează apa și îndepărtează produșii fotosintezei (fig. 1-2). Suprafața frunzei este acoperită cu un produs ceros, su-

berina, iar fața inferioară este prevăzută cu stomate — ventile microscopice de aer — care se pot închide sau deschide prin intermediul unor celule anexă care le flanchează (fig. 1-3). Această dispoziție permite controlul evaporării apei și al schimbului de gaze, fiind un compromis deosebit de eficient între necesitatea schimbului de gaze și posibilitatea desecării, ceea ce, indirect, reprezintă o funcție critică în transportul elementelor minerale din rădăcină.

Chiar și la nivelul arhitecturii moleculare se poate constata eficiența sistemului. Fiecare cloroplast conține molecule de pigment ale căror spectre de absorbție sînt corespunzătoare captării unor anumite lungimi de undă din lumina solară. Mai mult, în interiorul cloroplastului, moleculele de clorofilă sînt dispuse, împreună cu alte molecule, într-o structură semicristalină extrem de precisă (grana); separarea straturilor în cadrul unui granul este propice pentru transferul electronic al energiei între molecule. Multe alte dovezi sugerează că aceste sisteme de captare a energiei sînt structural legate de mecanismele metabolice de utilizare a acesteia.

Cu toate că eficacitatea organizării se extinde în felul acesta de la cel mai înalt nivel la cel molecular, utilizarea anumitor trăsături ereditare la nivelul frunzei nu apare atît de evident. De exemplu, frunzele de stejar sînt lobate; la stejarul alb lobii sînt rotunjiți, pe cînd la cel negru sînt ascuțiți și terminați cu un spin (fig.1—4). Fața inferioară a frunzei de stejar negru poartă peri epidermali mai deși decît frunza de stejar alb. Cum se explică asemenea diferențe ereditare? Am putea considera spinii și perii de la stejarul negru ca structuri inutile. Aceasta ar însemna însă energie și materie valoroasă risipită cu ușurință pe ornamente gratuite. În asemenea cazuri sîntem adesea dispuși să presupunem că dacă am înțelege ceva mai bine organismul, am putea recunoaște o anumită funcție semnificativă, sau măcar am putea afirma că *la un moment dat* structura respectivă a avut o funcție care în prezent s-a pierdut. Tot așa, apendicele la om, ca și degetele 2 și 4 la cal, care merge foarte bine pe cel de-al treilea deget al său, sînt de obicei catalogate ca vestigii, așadar ca structuri care au fost odată utile antecedenților, dar care în prezent sînt pe cale de dispariție. Ar mai exista, în sfîrșit, și posibilitatea ca anumite aspecte ale organismului să nu aibă nici o legătură cu eficiența funcționării sale. O frunză trebuie să aibă lobi, dar forma sa exactă — lobată, rotunjită sau dințată — ar putea să nu aibă nici o importanță în funcționalitatea organismului, datorîndu-se în mare măsură unor accidente istorice. Deoarece nu dispunem de dovezi critice pentru nici una din aceste posibilități, cea mai bună atitudine este probabil să ne mulțumim cu presupunerea că *majoritatea* trăsăturilor unui organism sînt evident *adaptative* și că nici una dintre ele cel puțin nu se opune reușitei sale în cadrul unui mod particular de viață.

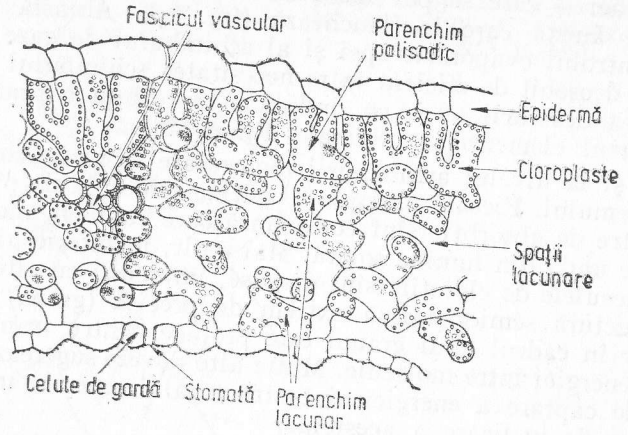


Fig. 1—3. Secțiune transversală printr-o frunză de crin (x 260) (după K. Esau, *Plant Anatomy*, 417).

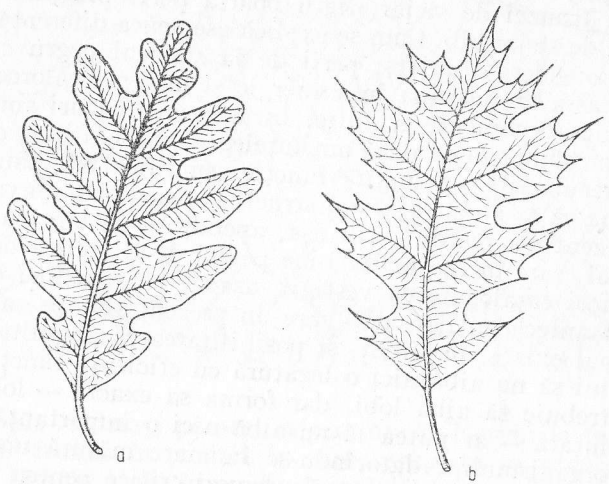


Fig. 1—4. Comparație între frunza de stejar alb (*a*) și cea de stejar negru (*b*) (după *Common Trees of Pennsylvania*, Penna. Dept. of Forests and Waters, p. 10 și 12).

Caracterul restrictiv al adaptării

Să definim, în sfîrșit, mai precis rolul adaptării în explicarea diversității întîlnite în lumea organismelor. Rezultatul selecției naturale a fost realizarea unei concordanțe între rigorile și avantajele mediului, pe de o parte, și structura și capacitățile organismului, pe de altă parte. Dar lupta selecției se dă pe teritorii restrînse: mediul înconjurător nu este omogen, ci împărțit în sectoare. Cei ce se ocupă cu biologia populațiilor sugerează că însuși procesul selecției naturale care adaptează organismul atît de bine la un mediu dat îl face în același timp *puțin* adecvat altor condiții. De aceea, ei preconizează că organismele „specializate" le vor învinge pe cele „generalizate" în cazul în care competiția se va desfășura pe terenul celor specializate. Această noțiune, la rîndul ei, impune o continuă diversificare. În următoarele paragrafe vom examina dovezile aduse în favoarea acestui efect restrictiv al adaptării[2].

Pe suprafața pămîntului există trei medii fizice principale: apa sărată a mărilor și oceanelor, apa dulce a lacurilor și rîurilor și uscatul. Putem deja să ne dăm seama de restricțiile adaptării, deoarece majoritatea organismelor sînt limitate numai la unul din aceste trei medii fizice, în general fiind incapabile să facă față în celelalte două. Există, bineînțeles, și unele organisme, cum sînt numeroase tipuri de alge și de nevertebrate, care au ca însușire esențială capacitatea de a-și înceta activitățile și de a supraviețui atunci cînd eșuează pe uscat. Nu s-ar putea spune că fac față la fel de bine în ambele medii. De fapt ele prosperă în unul din ele și abia rezistă în celălalt.

O excepție mai importantă ar putea-o constitui acele organisme care își petrec o parte a vieții într-un mediu și cealaltă parte în alt mediu; examinate mai îndeaproape, acestea par totuși să sprijine ideea că adaptarea este restrictivă. Somonul din Pacific se dezvoltă dintr-un ou depus la izvoarele unor rîuri, se hrănește un timp în aceste ape dulci, migrează în ocean cîțiva ani pentru hrănire și creștere și se întoarce la sfîrșit în apele dulci pentru reproducere. Dimpotrivă țiparul din Marile Lacuri efectuează o migrație exact în sens invers.

---

[2] Selecția naturală nu are ca obiect de acțiune individul așa cum interpretează autorii, ci populația. Totuși efectele selecției sînt observabile prin analiza indivizilor unei populații. Descoperind selecția, lege obiectivă a naturii, *Darwin* nu numai că a explicat adaptarea, dar a demonstrat caracterul obiectiv al finalității proceselor biologice și faptul esențial că însăși transformarea speciilor, și deci apariția de specii, reprezintă un proces de adaptare la condițiile schimbate ale mediului.

În procesul diferențierii crescînde a formelor interspecifice populația reprezintă prima treaptă pe care se realizează deplin capacitatea de existență, evoluție și de adaptare a speciei. Deci populația poate fi definită ca „forma de existență a speciei, posedînd toate condițiile necesare existenței și dezvoltării de sine stătătoare timp nelimitat și, totodată, fiind capabilă de a reacționa adaptat față de modificările mediului extern" (S.S. Șvarț, 1969) (*n. ed. rom.*).

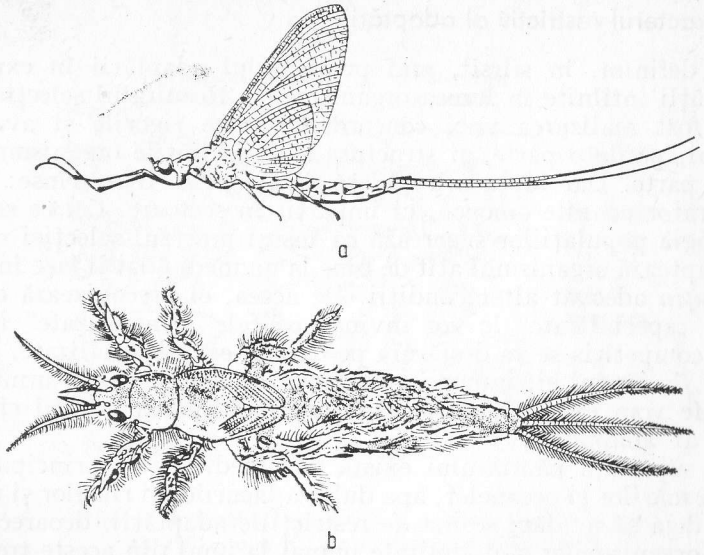


Fig. 1—5. Adultul (*a*) și forma nimfală (*b*) la o efemeridă (după V.A. Little, *General and Applied Entomology*, Harper Row, 1963, p. 120).

El se înmulțește în Marea Sargaselor din Atlanticul tropical și migrează în apele dulci de pe continent unde își continuă dezvoltarea pînă la maturitate. Tranziția de la apă la uscat este ilustrată de unele insecte și de amfibieni care se înmulțesc în rîuri și lacuri de apă dulce unde petrec o lungă perioadă de hrănire larvară, după care părăsesc apa pentru o perioadă de timp pe care o petrec pe uscat. În toate aceste cazuri se produc modificări în nutriție, în mecanismele fiziologice care mențin echilibrul apei și al sărurilor minerale (vezi și cap.6) și, mai ales în cazul tranziției de la apă la uscat, în modalitățile de locomoție. De aceea, asemenea transformări pot fi marcate printr-o remodelare extensivă a organismului. La unele insecte, cum ar fi efemeridele și libelulele, metamorfoza este atît de radicală, încît nimfele acvatice, care ar fi complet deshidratate sau înfometate pe uscat, dau naștere la adulți care ar pieri în apă (fig.1—5).

Natura restrictivă a adaptării mai operează și la un nivel mult mai subtil. În cadrul fiecăruia dintre cele trei medii fizice principale se mai combină și alte variabile, cum ar fi intensitatea luminii, temperatura, concentrația gazelor dizolvate și a sărurilor din mediile acvatice și umiditatea aerului din atmosfera mediilor terestre, pentru a da naștere unei multitudini de microhabitate la care s-au adaptat diferite organisme. Și iarăși, adaptarea la un anumit ansamblu de

condiții reduce capacitatea organismului de a face față în alte ansambluri de condiții.

O excursie de cîteva zile de-a lungul coastei vestice a Statelor Unite oferă un exemplu spectaculos de adaptare restrictivă. O furtună, dinspre Oceanul Pacific înspre uscat, se poate solda cu precipitații de cîțiva centimetri în zonele de joasă altitudine din văile de coastă, cu ninsori de cîțiva metri pe înălțimile din Sierra Nevada și Cascade Mountains și cu foarte puține precipitații pe platourile înalte dintre lanțurile muntoase aflate de-a lungul coastei și Munții Stîncoși. Corelația dintre vegetație și forma și cantitatea precipitațiilor este izbitoare. Văile aflate de-a lungul coastei, în care pe anumite zone cad peste 2 m de ploi anual, sînt populate de păduri luxuriante de brad canadian, molid și pin în nord, și de brazi obișnuiți și *Sequoia*", în sud, majoritatea acestor specii atingînd înălțimi de peste 60 m. Munții înalți, cu temperaturi joase, zăpezi abundente și soluri sărace, sînt populați de specii diferite de arbori, cum ar fi tsuga și jneapănul, cu creștere mai lentă și limitată. Pe platoul interior, care primește cam 25 cm precipitații pe an, cresc, în nord, salvia și ienupărul, iar în sud cactușii. Există, bineînțeles, numeroase condiții intermediare între aceste extreme, care conferă diferitelor zone vegetația lor caracteristică — desișurile de arbuști de pe coastele deluroase ale Californiei și pădurile de pin galben de pe munții interiori. Deși astfel de contraste nu sînt întotdeauna evidente, se pot face totuși corelații asemănătoare, între vegetație și climat, aproape în cazul tuturor regiunilor din lume.

Competiția interspecifică

Adaptările restrictive la condițiile fizice variate explică în mare măsură diversitatea organică, dar competiția cu alte organisme complică mult imaginea. Se constată, de multe ori, că un organism poate suporta o gamă mult mai largă de condiții fizice decît cele ale arealului său natural. Explicația acestui fenomen este absența competiției interspecifice. Florile și legumele, îngrijite de grădinar, se vor dezvolta foarte bine atîta timp cît acesta va da principalele bătălii în locul lor cu speciile locale mai bine adaptate. Flora locală — cu întreaga sa istorie de reușite în competiția pentru apă, elemente minerale și lumină, exact în climatul și condițiile de sol ale respectivei grădini — va cîștiga repede terenul, dacă nu va fi stîrpită cu asiduitate.

Pitulicea, care ocupă majoritatea pădurilor temperate din America de Nord, oferă încă un exemplu în acest sens. În Statele Unite și în Canada trăiesc 8 specii de pitulice, care ocupă, în general, o gamă largă de habitate: deșerturi cu cactuși, mlaștini, păduri și chiar curțile caselor. În Europa, pitulicea de iarnă apare în absența celorlalte specii de pitulice, populînd cu succes o varietate de habitate, inclusiv curțile

caselor. Există o mare diversitate de exemple care sugerează că multe organisme pot face față destul de bine la o gamă mult mai largă de habitate decît cele pe care le ocupă ele în mod normal, nemaivorbind de faptul că anumite specii se dezvoltă mai bine la limitele arealelor lor naturale, unde speciile competitive nu rezistă.

Așadar, organismul trebuie să fie înzestrat cu strategii de dezvoltare, comportamentale și fiziologice, pentru a face față unui complex de factori fizici, cît și comportării agresive a speciilor prădătoare sau a celor cu care intră în competiție. Rezultatul a fost evoluția organismelor perfect echipate pentru un mod restrîns de viață în condiții de mediu foarte bine delimitate. Astfel, în America de Nord, pitulicea de iarnă ocupă încă pădurile, excluzînd orice altă specie de pitulice. Limitarea la nișele ecologice a devenit în anumite cazuri atît de extremă încît există unele specii de furnici care trăiesc numai în prezența unor afide și altele care „cultivă" ciuperci; o specie de fluture care trăiește numai în fructele de Yucca și o serie de organisme care trăiesc pe stîncile marine și care diferă între ele pe verticală în funcție de durata diferită a accesului apei mării la diferite nivele ale acestor stînci.

Din toate acestea rezultă așadar că evoluția adaptărilor restrictive în sensul îngustării nișelor ecologice a dus la diversitatea constatată de cel ce abordează biologia organismelor.

DESCIFRAREA DIVERSITĂȚII ; CLASIFICAREA ORGANISMELOR

Cea mai directă încercare de abordare a diversității organice aparține taxonomiștilor, care au catalogat organismele într-un sistem de clasificare. Deși numărul de criterii implicate în construirea unui sistem de clasificare este mare, utilitatea sa majoră este faptul că el oferă biologului o înțelegere clară a nivelului la care el lucrează în studiul organismelor. Un sistem de clasificare este un instrument extrem de practic pentru a face ordine într-o serie de cunoștințe haotice, neinteligibile și generatoare de erori științifice. Înțelegerea aprofundată a teoriei și a metodelor prin care operează sistemul stabilit necesită cunoștințe de bază în biologia populațiilor. Acestea sînt atît de utile înțelegerii biologiei organismului, încît expunerea anumitor principii privind modul în care operează sistemul de clasificare este necesar în acest context.

Trebuie să recunoaștem de la început că criteriile folosite în clasificarea organismelor într-un sistem pot fi fundamental arbitrare. Organismele pot fi clasificate, de exemplu, după mărime, culoare sau habitat. Într-adevăr, există cîteva cazuri speciale în care este util a grupa organismele după unul din aceste criterii, dar, pentru majoritatea scopurilor, asemenea grupări sînt lipsite de semnificație.

Sistemul cu cea mai mare utilitate, în ceea ce privește înțelegerea asemănărilor și a diferențelor dintre organisme, s-a bazat însă pe o gamă largă de alte criterii, majoritatea legate de planul structural general al organismului.

Din punct de vedere teoretic, a fost normal să se clasifice organismele după ceea ce în majoritatea cazurilor s-a considerat a reflecta istoria lor evolutivă. Astfel, organismele presupuse a avea o ascendență comună sînt grupate la un loc, iar subgrupele stabilite în cadrul grupului principal includ organisme a căror ascendență comună este mai recentă. Din punct de vedere practic însă, există puține informații directe asupra ascendenței diferitelor organisme, iar relațiile dintre ele trebuie de aceea mai mult deduse, adesea într-un mod speculativ, după asemănările anatomice și de reproducere cu organismele actuale.

Din punctul de vedere al biologiei organismului, utilitatea acestui sistem ca instrument orientativ decurge din faptul că el se bazează pe mai multe trăsături relativ stabile din structura organismelor și nu pe caractere izolate care sînt mai sensibile la acțiunile aleatorii ale mutațiilor și ale selecției naturale. Un sistem la fel de util s-ar putea dezvolta din orice teorie a clasificării bazată pe o gamă largă de asemănări și deosebiri. Sistemul de clasificare anterior celui actual a fost publicat pentru prima dată în 1735, de către Linné și este interesant de menționat faptul că Linné credea în doctrina creaționistă. În pofida scopului filozofic al sistemului său, faptul că Linné s-a străduit să clasifice organismele după trăsăturile lor anatomice de bază l-a condus la stabilirea unor grupe care, în cea mai mare parte, sînt incluse și în sistemul postdarvinist actual.

Un sistem de clasificare oferă o metodă relativ simplă de identificare a organismelor. În biologie, ca și în orice altă știință, necesitatea repetabilității observațiilor de către diferiți autori impune disciplina necesară unor experimente corecte și unor posibilități de comunicare eficiente; iar identificarea speciei la care au fost făcute observațiile este adesea condiția acestei repetabilități. De aceea, este esențial să putem încadra un organism în mod corect și convenabil într-o poziție potrivită a sistemului de clasificare. Sistemele alfabetice și cele numerice de ordonare a unor entități sînt într-adevăr utile ori de cîte ori există o succesiune evidentă în care ele trebuie dispuse, cum ar fi ordonarea cuvintelor într-un dicționar. În clasificarea organismelor însă nu există o asemenea secvență evidentă și de aceea a fost necesară stabilirea unui sistem ierarhizat de grupe, ca fir conducător

în complexitatea clasificării. Sistemul de ierarhii propus de Linné, folosit în mod convențional și în prezent, este următorul:

Regn
Încrengătură
Subîncrengătura
Clasă
Ordin
Familie
Gen
Specie

(Există și anumite nivele suplimentare cum ar fi supra — și subordinul, frecvent folosite în prezent, dar aceste perfecționări nu modifică cu nimic modul în care operează sistemul).

Utilitatea ierarhizării grupelor în cazul unor entități care nu sînt dispuse secvențial poate fi demonstrată prin următoarea comparație. Să presupunem că există 2 regnuri, 10 clase în fiecare încrengătură, 10 ordine în fiecare clasă și așa mai departe, pînă la 10 specii în fiecare gen, pentru un total de 2 milioane de specii. (În realitate, numărul de subgrupe la fiecare nivel al ierarhiei variază după diversitatea grupului). În acest caz, pentru a identifica o specie, biologul va trebui să facă numai 7 alegeri din 62 de posibilități. Astfel, el trebuie mai întîi să decidă dacă specia pe care încearcă să o identifice aparține unuia din cele 2 regnuri, uneia din cele 10 încrengături ale acelui regn și așa mai departe. Fără un sistem ierarhic, el ar trebui să ia o singură decizie pozitivă și aproximativ 2 milioane de decizii negative, pentru a identifica cu certitudine o specie.

În măsura în care taxonomiștii au ajuns să fie de acord în privința relațiilor dintre organisme, sistemul are o structură stabilă. Este adevărat însă că în multe cazuri nu există o unitate de păreri. Unii taxonomiști împart organismele în 2 regnuri, iar alții în 3 sau 4, ceea ce pune în încurcătură atît pe cercetători, cît și pe practicienii biologiei organismelor. Numărul de încrengături descrise variază de la aproximativ 20 pînă la aproape 40 iar ceea ce se consideră de către unii ca 3 încrengături este grupat de către alții ca 3 clase ale unei singure încrengături. Asemenea controverse reflectă dificultățile pe care le ridică încadrarea organismelor, așa cum există ele, într-un sistem arbitrar de clasificare, în care asemănările și deosebirile dintre ele să fie semnificativ puse în evidență.

Vom prezenta o clasificare prescurtată a organismelor, destinată orientării celor ce folosesc lucrarea de față. Organismele sau grupele de organisme care vor fi luate ca exemple pe parcursul cărții sînt astfel menționate, încît prin referire la tabelele 1-1 și 1-2 să se poată identifica poziția lor în regnul animal și vegetal.

CELULA ȘI ORGANISMUL

Descoperirea faptului că organismele sînt alcătuite din celule a contribuit poate mai mult decît oricare concept biologic la transformarea studiului organismelor într-un domeniu coerent. Ea a dus la recunoașterea faptului că mecanismele fundamentale ale eredității, creșterii și metabolismului sînt aceleași la toate organismele și că diversitatea este o expresie a modalităților prin care celulele individuale sau în asociație unele cu altele sînt capabile să valorifice mediul în care trăiesc[3]. Pentru a ne putea servi în deplină siguranță de acest concept unificator, trebuie însă să definim granița dintre biologia celulară și biologia organismului; o biologie a organismelor de sine stătătoare nu și-ar justifica existența dacă ar fi suficient să considerăm organismele ca sume de manifestări speciale ale celulelor.

Dacă în cazul microorganismelor este adevărat că „celulă" și „organism" sînt doi termeni diferiți care desemnează aceeași entitate, la formele mai mari celula este doar o subunitate în alcătuirea organismului. De aceea, una dintre căile de abordare a distincției dintre cele două domenii ar fi să ne punem întrebarea de ce 10 milioane de celule de drojdii dintr-o cultură sînt considerate ca 10 milioane de organsime, în timp ce 10 milioane de celule ce alcătuiesc o briofită sau o albină reprezintă un singur organism. Răspunsul cel mai simplu la această întrebare ar fi că celulele care alcătuiesc mușchiul sau albina sînt strîns unite într-un tot, în timp ce celulele de drojdie sînt răspîndite în mediul de cultură ca celule individuale, sau cel mult ca agregate formate din cîteva celule înrudite. Un alt răspuns ar fi că, lăsînd la o parte diferitele faze de creștere și diviziune în care se află, celulele de drojdie sînt toate aproape identice și pot desfășura aproximativ aceleași procese; mușchiul și albina, în schimb, includ numeroase tipuri diferite de celule, iar diferențele dintre ele sînt permanente și nu ciclice.

Problema însă nu este atît de simplă. Într-adevăr, s-ar putea presupune că diferențierea și agregarea celulelor ar fi de fapt expresii ale unui atribut mai fundamental. Ceea ce ne convinge că, într-adevăr, celulele unei albine sînt subunități ale unui organism este măsura în care activitățile celulei individuale sînt dependente de întreaga populație celulară. În general, celula individuală de drojdie se află în competiție cu partenerii săi pentru elementele nutritive prezente în vasul de cultură. Fiecare individ are în suficientă măsură capacitatea de creștere și reproducere pentru a utiliza, împreună cu descendenții săi,

[3] Mecanismele eredității, creșterii și metabolismului sînt într-adevăr trăsături comune tuturor celulelor, dar fenomenul diversității nu poate fi pe deplin înțeles făcînd apel numai la aceste însușiri ale celulelor. Transformarea în sensul utilizării eficiente a resurselor mediului înconjurător constituie un proces foarte complex care nu poate fi caracterizat numai de prezența indivizilor și cu atît mai mult a celulelor (*n. ed. rom.*).

Tabelul 1—1

Regnul* vegetal

Încrengătura	Clasa	Tipuri de organisme
Schizomycophyta		Bacterii
Cyanophyta		Alge albastre-verzi
Chlorophyta		Alge verzi
Euglenophyta		Euglenoide
Phaeophyta		Alge brune
Rhodophyta		Alge roșii
Chrysophyta		Diatomee și altele
Myxomycophyta	*Phycomycetes*	Mixomicete
Eumycophyta	*Ascomycetes*	Ciuperci
	Basidiomycetes	
Bryophyta	*Hepaticae*	Mușchi hepatici
	Musci	Mușchi
	(Citeva clase primitive)	
Tracheophyta	*Filicinae*	Ferigi
	Gymnospermae	Conifere
	Angiospermae	Plante cu flori (mono- și dicotiledonate)

Tabelul 1—2

Regnul animal

Încrengătura (Subîncrengătura)	Clasa	Tipuri de organisme
	Flagellata	Flagelate
	Sarcodina	Amibe
Protozoa	*Ciliata*	Ciliate
	Sporozoa	Sporozoare (mai ales parazite)
Porifera		Spongieri

* Conform concepției actuale, organismele vii se împart în 5 regnuri și anume: Procariote, Protiste, Fungi sau ciuperci, Plante, Animale.

Tabelul 1—2 (continuare)

Încrengătura (Subîncrengătura)	Clasa	Tipuri de organisme
Coelenterata	*Hydrozoa*	*Hydra, Obelia* etc.
	Scyphozoa	Meduze
	Anthozoa	Dediței de mare, corali
Ctenophora		Meduze pectinate
Plathelminthes	*Turbellaria*	Viermi plați liberi
	Trematoda	Viermi plați paraziți
	Cestoda	Tenii
	Rotifera	Rotiferi
Aschelminthes	*Nematoda* (etc.)	Limbrici
Nemertea		Nemerțieni
Mollusca	*Gastropoda*	Melci etc.
	Pelecypoda	Scoici etc.
	Cephalopoda (etc.)	Sepii, caracatițe
Annelida	*Polychaeta*	Viermi inelați marini
	Oligochaeta	Rîme
	Hirudinea	Lipitori
Arthropoda		
(*Arachnomorpha*)	*Xiphosura* *Arachnida* (etc.)	Păianjeni, scorpioni, căpușe
(*Crustacea*)		Homari, creveți, crabi etc.
(*Labiata*)	*Chilopoda*	Chilopode
	Diplopoda	Miriapode
	Insecta	Insecte
Echinodermata	*Crinoidea*	Crini de mare
	Holothuroidea	Castraveți de mare
	Asteroidea	Stele de mare
	Echinoidea	Arici de mare
	Ophiuroidea	Șerpi de mare
Chordata		
(*Urochordata*)		Tunicate
(*Cephalochordata*)		*Amphioxus*
(*Vertebrata*)	*Agnatha*	Petromizomide
	Chondrichthyes	Rechini și torpile
	Osteichthyes	Pești osoși
	Amphibia	Broaște, tritoni, salamandre
	Reptilia	Șerpi, șopîrle
	Aves	Păsări
	Mammalia	Mamifere

toate substanțele disponibile; fiecare individ va produce o clonă de celule care va folosi tot ce va putea din mediu pînă la epuizarea substanțelor nutritive sau pînă cînd factorii de suprapopulație îi vor limita creșterea. Deși pot exista și alte relații, mai subtile, între celule, competiția rămîne forma predominantă de interacțiune în cadrul unei culturi în creștere.

Spre deosebire de această situație, organismul multicelular nu este o asociere de celule aflate în competiție liberă între ele. Printre diferențele existente între celule, de mare importanță sînt diferențele în capacitatea de utilizare pentru creștere a substanțelor nutritive. Celulele unei frunze mature sau cele ale mușchilor scheletici la vertebrate nu proliferează deloc în mod normal, nici chiar în condiții de nutriție optime. Alte celule, cum ar fi cele din apexul mugurilor la plante sau cele din stratul bazal al epidermei la mamifere pot crește, dar în general aceasta servește ceea ce s-ar putea numi interesele organismului în ansamblu. Astfel, frunzele din primăvara următoare vor lua naștere prin creșterea celulelor apexului tulpinii, iar straturile superficiale, exfoliate ale pielii vor fi înlocuite datorită proliferării celulelor epidermei. Problema producerii descendenței este lăsată pe seama unei categorii speciale de celule, denumite celule germinative. Acestea pot chiar să fie hrănite cu produșii de sinteză ai unor celule care nu participă la reproducere. Astfel, celulele mușchiului sau ale albinei, sau ale oricărui organism multicelular, acționează într-un mod integrat, complet diferit de interacțiunea predominant competitivă dintre celulele de drojdie. Fie că numărul celulelor este de cîteva sute, ca la rotiferi sau la unele alge, fie că este de ordinul bilioanelor, ca în cazul arborilor sau al vertebratelor, ele acționează în colectiv pentru procurarea materiei și energiei din mediu, pentru convertirea acestora în elementele necesare creșterii organismului și pentru producerea de descendenți.

Revenind la celula care este în același timp și un organism independent, este clar că și în cazul ei, coeziunea, diferențierea și integrarea subunităților sînt tot atît de fundamentale ca și pentru organismul multicelular. Există deci o categorie de probleme aplicabilă tuturor organismelor, iar biologia organismelor trebuie să se preocupe în mare măsură tocmai de acestea. În ce măsură totuși aceasta ar simplifica problema diversității? Deși necesitatea integrării poate fi universală, nu cumva mecanismele integrării sînt tot atît de diverse pe cît sînt și organismele?

Într-adevăr, trebuie să admitem existența unei astfel de diversități. La microorganisme, mecanismele agregării, diferențierii și integrării aparțin esențialmente unei singure celule. Subunitățile sînt molecule și agregate de molecule, iar interacțiunile dintre ele, în măsura

în care sînt cunoscute, pot fi reprezentate prin ecuații termodinamice și chimice. Aceste probleme au fost prezentate în primul volum al acestei trilogii* și nu vom mai insista asupra lor. Partea principală a volumului de față se referă, de aceea, la organismul multicelular.

În ce constau mecanismele integrării care fac posibilă unitatea de acțiune în cazul organismului multicelular? Care sînt semnalele pe care le primește celula individuală din mediul său și care îi guvernează activitățile? Cum își influențează celula individuală partenerii? În ce mod sînt organizate celulele pentru ca suma activităților lor și a interacțiunilor dintre ele să se manifeste prin nutriția, dezvoltarea și reproducerea organismului? Prin ce se deosebește integrarea dintre celule de integrarea din cadrul unei singure celule? Acestea sînt principalele probleme care deosebesc biologia la nivelul organismului de biologia la nivelul celulei. Răspunsurile ce pot fi date sînt în mare măsură incomplete, dar studiul integrării la nivelul organismului este un domeniu foarte activ al cercetării contemporane. Problemele în sine — și problemele sînt tot atît de importante ca și răspunsurile — formează însă o parte din capitolele majore ale biologiei organismului.

BIOLOGIA ORGANISMULUI

Biologia celulară se ocupă cu mecanismele generale și comportamentul celulei, unitatea de bază din care sînt alcătuite organismele, în timp ce biologia populațiilor explică originile diversității actuale a organismelor și, pentru aceasta, pune accentul pe importanța adaptării și a specializării. Ambele domenii și-au dobîndit prestigiul actual datorită unor dezvoltări teoretice spectaculoase. Teoria selecției naturale a revoluționat întreaga lume științifică în ultimul secol. După aproximativ 70 de ani de acceptare a sa ca explicație generală satisfăcătoare, ea a început să fie folosită în ultimele decenii ca punct de plecare pentru unele considerații teoretice ce scot la iveală proprietățile fundamentale ale sistemelor ecologice. Descoperirea faptului că celulele pot fi studiate ca sisteme fizico-chimice a culminat cu progresele geneticii moleculare care promit să devină pentru biologia celulară ceea ce selecția naturală a însemnat pentru biologia populațiilor. Este interesant de remarcat că ambele domenii își au rădăcinile istorice în examinarea organismelor, cu alte cuvinte, biologia organismelor a fost părintele celorlalte două mari domenii ale biologiei generale. Și acum putem să ne întrebăm: ce a mai rămas din „părinte"?

---

* Herbert Stern și David Nanney, *Biologia celulei*, Editura Științifică, București, 1969.

Conceptul de organism, ca celulă sau ca agregat unitar de celule, care trăiește ca entitate specializată, dotată cu maximă competență într-un mediu calitativ limitat, pare a genera o serie de probleme generale privind strategia și modalitățile de acțiune ale organismelor. Fiecare organism trebuie să se hrănească și să se reproducă, iar comportamentul său, ca și dezvoltarea și alte activități trebuie să fie perfect integrate pentru a realiza aceste obiective într-un mediu competitiv și aleatoriu. Deoarece celula este unitatea structurală și funcțională de bază la toate organismele, soluțiile practice la aceste probleme par a avea de asemenea multe trăsături în comun. Pe scurt, fiecare tip de organism reprezintă mai degrabă o variațiune pe o temă fixă, decît o entitate în totalitate nouă și putem considera că înțelegerea completă a temei fixe comune ar fi primul obiectiv al unei lucrări despre biologia organismelor. Se pare, de asemenea, că un al doilea obiectiv, și anume trecerea în revistă a strategiilor de bază folosite de către organisme, ar putea fi atins prin investigarea mecanismelor comune pe care le au acestea.

Succesiunea în care încercăm să atingem aceste obiective este următoarea: mai întîi vom descrie cele mai importante rezolvări ale problemelor nutriției și reproducerii (cap. 2, 3 și 4). Organismele folosite ca exemple în aceste capitole se află la toate nivelele de mărime și complexitate, de la virusuri și pînă la plantele și animalele pluricelulare. În ultimele trei capitole vom trata mecanismele interne de acțiune ale organismelor pluricelulare, acordînd o atenție deosebită dezvoltării (cap. 5), problemelor speciale de metabolism și economie biologică (cap. 6) și mecanismelor de integrare intercelulară, cum sînt sistemele endocrin și nervos (cap. 7).

Pe parcursul cărții, cititorul trebuie să aibă în vedere faptul că încercăm să ne concentrăm atenția asupra unor principii, menționînd anumite sisteme particulare numai ca exemple sau dovezi experimentale în favoarea acestora. Ne-am străduit ca fiecare exemplu să fie semnificativ, ca fiecare problemă tratată în detaliu să contribuie efectiv la conturarea unui aspect al naturii organismului, nici unul dintre aceste aspecte prezentate mai amănunțit nefiind inclus după principiu că dintotdeauna el a figurat în manualele de biologie. Deși diversitatea este uneori cea mai captivantă armă pentru cei ce se ocupă cu biologia organismului, ea poate deveni și o capcană, putînd reduce șansele de a formula întrebări atotcuprinzătoare despre organisme ca sisteme și oferind în schimb fascinația cazului particular, a formelor insolite, a comportamentelor hiperspecializate. Totodată, la fel de înșelătoare este și presupunerea că unitatea reprezentată de celulă ar putea fi invocată cu comoditate pentru a oferi o serie completă de afirmații aplicabile fără excepție la toate organismele. Urmînd însă calea de mijloc, care ar consta în recunoașterea diversității și utilizarea ei pentru exemplificări, pe de o parte, și în căutarea principiilor unificatoare oriunde acestea pot fi decelate, pe de altă parte, vom fi pîndiți de pericolul superficialității. Lăsăm pe seama aptitudinilor cititorului corectarea acestui neajuns potențial.

2

Biologia microorganismelor

Organismele prezintă diferite nivele de complexitate. Unele alge și protozoare sînt reprezentate de celule unice, cu diametre medii cuprinse între 10 și 50 μ. Pe de altă parte, bacteriile sînt celule mult mai mici, cu o alcătuire mai compactă și cu diametru de 1—5μ . Ele conțin echivalentele funcționale ale nucleelor și mitocondriilor celorlalte celule, dar nu sub forma organitelor individualizate, delimitate de membrane existente în citoplasma algelor și a protozoarelor. Virusurile sînt agregate macromoleculare relativ simple, cu diametre ce nu depășesc cîteva zecimi de micron, fiind în unele cazuri chiar de numai 25μ . La cealaltă extremitate a scalei se află organismele pluricelulare. Pe parcursul unui singur ciclu vital, organismele pluricelulare se dezvoltă trecînd printr-o serie de nivele de complexitate, de la celula unică pînă la structuri organizate care pot cuprinde peste 10^{10} celule în cazul organismelor mari de tipul arborilor sau al mamiferelor.

VIRUSURILE

Parazitismul intracelular

Un virus[4] este o entitate care prezintă o parte din proprietățile organismelor. Virusurile au fost izolate într-o formă suficient de pură pentru a putea fi analizate chimic. Ele conțin cel puțin două categorii din componenții macromoleculari de bază ai celulelor, și anume proteinele și acizii nucleici (fie ARN, fie ADN). De asemenea, ele prezintă proprietatea fundamentală a organismelor, capacitatea de a

[4] Virusurile nu sînt forme de viață, deoarece sînt lipsite de metabolism propriu și de capacitatea de a se reproduce independent (*n. ed. rom.*).

se reproduce[5], cît și ereditatea, ca un corolar esențial al reproducerii. Ca urmare, descendenții virusului mozaicului tutunului, de exemplu, sînt invariabil virusuri ale mozaicului tutunului, și nu virusuri ale piticirii plantelor, febrei galbene sau poliomielitei. Totodată, în limitele acestei constanțe ereditare, se produc exact ca și la alte organisme mutații (Stern și Nanney, cap. 14). Așadar, virusurile prezintă ceea ce într-un sens constituie proprietatea fundamentală a sistemelor vii: continuitatea ereditară asigurată de un mecanism de replicare, care poate fi supus însă procesului de mutație.

Proprietatea care scoate virusul din categoria organismelor obișnuite este alcătuirea sa subcelulară. Virusurile sînt paraziți obligați, care nu dispun de mecanismele de sinteză necesare pentru reproducere. Deși poartă materialul genetic care condiționează calitatea specifică a sintezei macromoleculelor sale, virusul depinde de celula pe care o infectează pentru a-și asigura energia, nutriția și cataliza reproducerii sale. El poate fi considerat, de fapt, o particulă subcelulară, care se poate comporta ca organism numai cu ajutorul gazdei sale.

Folosind tehnicile actuale de studiu al structurii celulelor, un virus, într-o etapă a infecției, nu poate fi distrus de elementele structurale ale celulei gazdă. Chiar și în faza sa extracelulară, cînd nu mai poate fi confundat cu substanța celulei, un virus este prea mic pentru a putea fi detectat în microscopia optică. În mod analog procesului intelectual care permite, pe baza unor reacții chimice, crearea formulelor unor substanțe, probele indirecte au contribuit în mare măsură la cunoașterea virusurilor. Absența unor agenți decelabili cu ajutorul microscopului optic în ciuda apariției bolii, manifestată pe de o parte prin simptome ca de exemplu modificarea creșterii și uneori chiar prin moarte, și pe de altă parte, prin contagiunea infecțioasă, semnalează prezența virusurilor.

Contaminarea, în absența unor efecte fenotipice vizibile, poate trece neobservată și este posibil să existe numeroase virusuri care, din această cauză, nu au fost niciodată detectate. Pe de altă parte, efectele fenotipice ce nu se datorează contaminării corespund caracterelor ereditare.

Virusurile ar putea trece deci de la o generație la alta prin intermediul celulelor reproducătoare ale gazdei, iar efectele lor fenotipice ar fi greu de deosebit de cele cauzate de genele nucleare proprii ale gazdei. Există numeroase genotipuri ereditare determinate de agenți

[5] Fenomenul reproducerii virale este un fenomen de tip special, deoarece nu se realizează independent; el este condiționat de parazitismul absolut, intracelular al virusurilor. Reproducerea la virusuri are ca punct de plecare un singur constituent, genomul viral, pe cînd la organismele vii, procesul reproducerii „pornește" de la ansamblul constituenților celulari. De aceea, afirmația că virusurile sînt vii și încadrarea lor în categoria organismelor trebuie făcută cu multă prudență (*n. ed. rom.*).

identificați ca entități de tip viral numai pe baza capacității lor de a fi contaminanți în anumite împrejurări. Lizogenia este un bun exemplu în acest sens.

Se pot izola din natură bacterii individuale din specia *Escherichia coli* care cresc abundent într-un mediu de cultură adecvat, dar ai căror descendenți eliberează în urma lizei lor în mediu mici cantități de virusuri (*bacteriofagi*). Modul în care pot fi detectate virusurile eliberate va fi descris în paragrafele următoare. Examinarea comportamentului bacteriilor individuale prelevate dintr-o asemenea cultură arată că nu toate celulele din cultură eliberează particule virale în mod continuu, acestea fiind puse în libertate brusc numai din anumite celule, care, în acest proces, sînt lizate. Tulpinile bacteriene cu acest comportament sînt numite lizogene. Alte tulpini de *E. coli* nu eliberează particule virale spontan, dar dacă sînt trecute într-un mediu în care a crescut o tulpină lizogenă, ele suferă liză masivă în interval de o oră.

Explicația acestui fenomen este bine fundamentată în prezent. Bacteria lizogenă conține acid nucleic bacteriofagic care se reproduce sincron cu bacteria însăși. Cunoscut sub numele de *profag*, acesta poate fi purtat de clonele bacteriene în decursul multor diviziuni celulare (fig. 2-1, ciclul din dreapta). O anumită celulă poate fi activată, prin mecanisme încă necunoscute, producînd cu viteză mai mare acidul

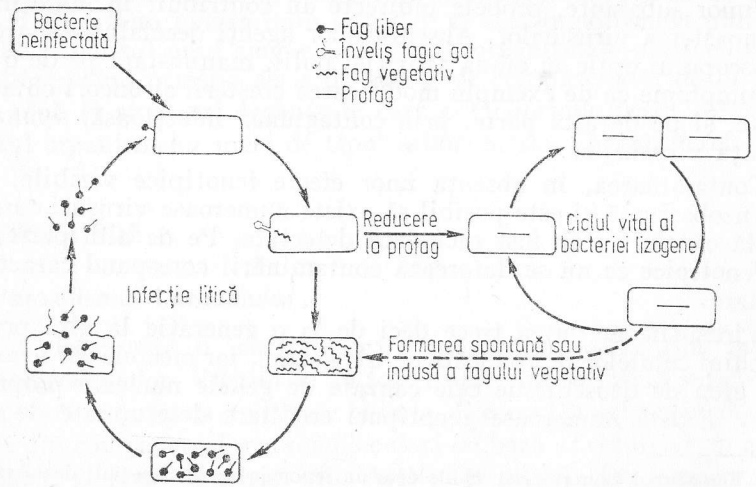


Fig. 2—1. Reprezentare schematică a ciclului infecțios și a celui lizogen ale bacteriofagului, pornind (stînga-sus) de la expunerea bacteriei neinfectate la particulele fagice libere (după R.Y. Stanier, M. Doudoroff și E.A. Adelberg, *The Microbial World*, Prentice-Hall, 1963, p. 202).

nucleic viral și inițiind sinteza proteinelor virale. Practic, creșterea celulei în sine încetează. Din componenți macromoleculari sînt asamblate particule virale infecțioase care, în cele din urmă, sînt eliberate din celulă prin liza acesteia. Celulele purtătoare de profag sînt imune la infecția cu particulele virale, eliberate de celulele lizate. Celulele care însă nu poartă profag pot fi infectate, prin contactul cu suspensia de virus. Odată pătruns în celulă, virusul poate da din nou naștere la profag, dar mai probabil va deveni virus infecțios cu reproducere rapidă. Astfel, majoritatea celulelor sensibile își încetează creșterea și suferă un proces de liză ca urmare a expunerii la virus (fig. 2-1, ciclul din stînga).

Este clar că profagul ar trece neobservat în absența lizei și orice efect fenotipic al profagului asupra bacteriei ar fi intrepretat pur și simplu drept unul dintre numeroasele caractere ereditare ale acesteia. Nu este vorba doar de o demonstrație teoretică; asemenea efecte fenotipice se întîlnesc într-adevăr, imunitatea celulelor lizogene la infecția cu particule virale noi fiind numai un exemplu în acest sens.

Virusurile care îndeplinesc cel mai bine condițiile pentru a fi ușor detectate sînt cele care produc boli contagioase. Cea mai mare parte a cunoștințelor despre comportamentul virusurilor se datorește studiilor efectuate asupra cîtorva dintre acestea.

Izolarea și structura virusurilor

Spre sfîrșitul secolului al XIX-lea, dezvoltarea rapidă a unor tehnici de izolare și cultivare a microorganismelor a permis atribuirea unui mare număr de boli bacteriilor infecțioase. Unele boli au rămas însă, în continuare, neexplicate. Din indivizii bolnavi nu s-a putut izola nici o bacterie, nici vreun alt organism care să poată fi cultivat. Astfel de boli erau evident contagioase, deoarece adeseori produceau epidemii, iar extractele sau secrețiile țesuturilor infectate produceau boala cînd erau injectate la gazde noi. Trecerea unui astfel de extract printr-un filtru capabil să rețină particule de mărimea bacteriilor nu ducea la pierderea agentului infecțios, iar examenul microscopic al filtratului nu punea în evidență nimic comparabil cu o bacterie.

Pînă la urmă, în 1935, Stanley a obținut, sub formă de cristale, virusul care cauzează mozaicul plantelor de tutun*. Fiecare cristal consta dintr-un agregat de mai multe particule, dar cel puțin reprezenta o formă vizibilă a agentului infecțios; cristalizarea a constituit o etapă majoră în purificarea virusului în vederea analizelor chimice. În următoarele două decenii, cu ajutorul unor tehnici, ca de exemplu

* La sfîrșitul secolului al XIX-lea VMT fusese descoperit de Ivanovski și, independent, de Beijerinck.

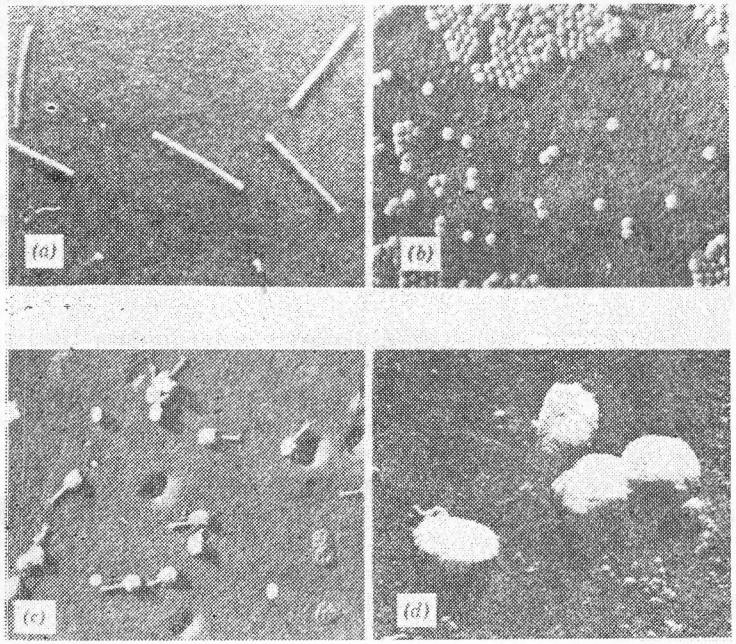
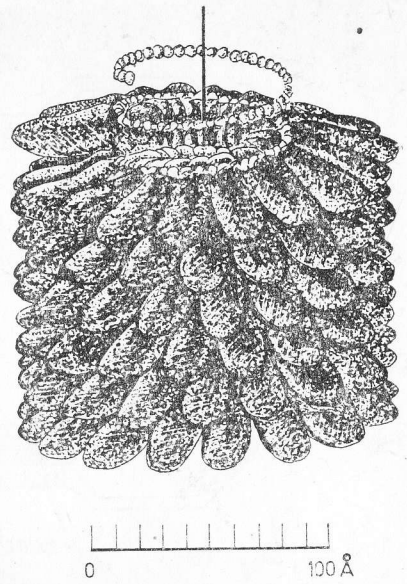


Fig. 2—2. Microelectronografii de particule virale, după umbrire cu metale grele; măriri de 50 000 x. a) Virusul mozaicului tutunului. b) Virusul poliomielitei. c) Bacteriofagul T . d) Virusul variolei. (puse la dispoziție de Robert C. Williams),

ultracentrifugarea și fracționarea chimică avansată, s-au mai purificat și alte virusuri. Pe de altă parte, microscopia electronică a permis observarea directă a particulelor virale (fig. 2.2). Infectivitatea preparatelor virale purificate a confirmat faptul că particulele vizibile la microscopul electronic reprezintă într-adevăr agenții infecțioși a numeroase boli binecunoscute, printre care febra galbenă, poliomielita și diferite forme de gripă și catar.

Analizele chimice, microscopia electronică și alte tehnici de cercetare au furnizat informații despre structura multor particule virale. Pentru a ne forma o idee despre structura și diversitatea lor, vom descrie pe scurt cinci exemple. Virusul care cauzează mozaicul plantelor de tutun conține o elice de ARN, ce constă dintr-un singur lanț molecular și care reprezintă 6% din masa virusului. Acidul nucleic este înglobat într-un agregat de 2 000—3 000 molecule proteice, care alcătuiesc un cilindru cu diametrul exterior de aproximativ 17 mμ și o lungime de 300 mμ (fig. 2-2 a și 2-3).

Fig. 2—3. Model recent propus pentru o parte a unei particule de virus al mozaicului tutunului; se observă o elice centrală de ARN inclusă într-un cilindru de molecule proteice (după A. Klug și D.L.D. Caspar, în *Advances in Virus Research*, vol. 7, ed. K.M. Smith și M.A. Lauffer, Academic Press, 1960, p. 274).



Virusul poliomielitei se prezintă sub forma unei sfere cu diametrul de cca 27 mμ (fig. 2-2 b) și constă din 25% ARN și 75% proteină. Deoarece virusul nu este inactivat prin acțiunea ARN-azei, se presupune că ARN este localizat, ca și în cazul virusului mozaicului tutunului, în interiorul unui înveliș proteic protector.

Bacteriofagul T_2 are o configurație mult mai complexă, constînd din cel puțin 5 proteine diferite, dispuse în jurul unui miez de ADN. El conține cantități aproape egale de ADN și proteină. O parte din proteine formează o coadă cilindrică și îngustă lungă de cca 100 mμ, prevăzută cu mai multe fibre fine atașate la un capăt, la celălalt capăt aflîndu-se un cap poliedric, ce include ADN-ul și care măsoară cca 60 × 80 mμ (fig. 2-4 și, în cazul formei înrudite T_4, fig. 2-2 *c*).

Virusul variolei are o formă de cărămidă cu dimensiunile de 280 × × 220 × 220 mμ. Ca și T_2, are o structură complexă, constînd probabil dintr-o membrană lipoidă și cel puțin două învelișuri proteice, ce înglobează un miez ADN-proteină (fig. 2-2 *d*).

În sfîrșit, în cazul poliedrozei insectelor, 100 sau mai multe particule virale individuale pot fi dispersate într-un mod mai mult sau mai puțin întîmplător într-o matrice de proteină cristalizată (fig. 2-5). În funcție de virus, particulele pot fi sferice sau cilindrice. Forma cris-

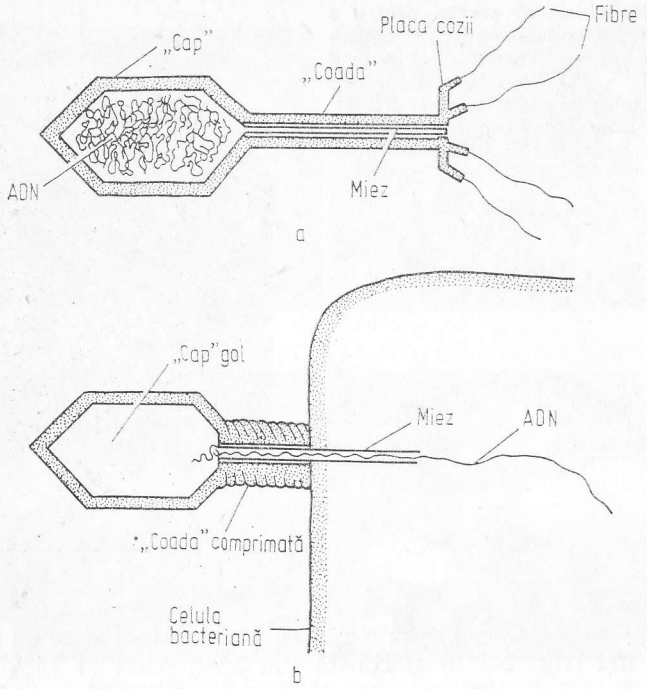


Fig. 2—4. Reprezentare schematică a unui model al structurii bacteriofagului T_2. a) Fagul liber. b) După contactul cu celula bacteriană. Mărită de 82 500 x (după, K.M. Smith, *Viruses*, University Press,Cambridge, 192, p. 48).

talului variază în mod caracteristic după tipul virusului; iar în privința mărimii sale în cazurile extreme el poate atinge un diametru de 10 μ.

Ciclul vital al virusurilor

Ciclul vital al virusurilor trece printr-o serie de faze. Particulele cristalizate de Stanley, ca și cele observabile la microscopul electronic, reprezintă stadiul infecțios în care virusul poate fi transmis de la o celulă la alta. Pentru ca un virus să poată produce infecție, acidul nucleic trebuie să pătrundă în celula gazdă, pe cînd proteinele, în unele cazuri, pot rămîne în cea mai mare parte afară. Părerea cea mai răspîndită este că proteina și alte componente ale virusului care rămîn în afara celulei după infecție joacă un rol important în stabilizarea acidului nucleic, în atașarea particulei la suprafața celulei susceptibile, sau în „injectarea" acidului nucleic în celulă. Deși funcția precisă a învelișurilor proteice poate diferi de la un virus la altul, aceste învelișuri pot fi în general considerate ca produși de sinteză care înlesnesc transmiterea acidului nucleic de la o celulă la alta[6].

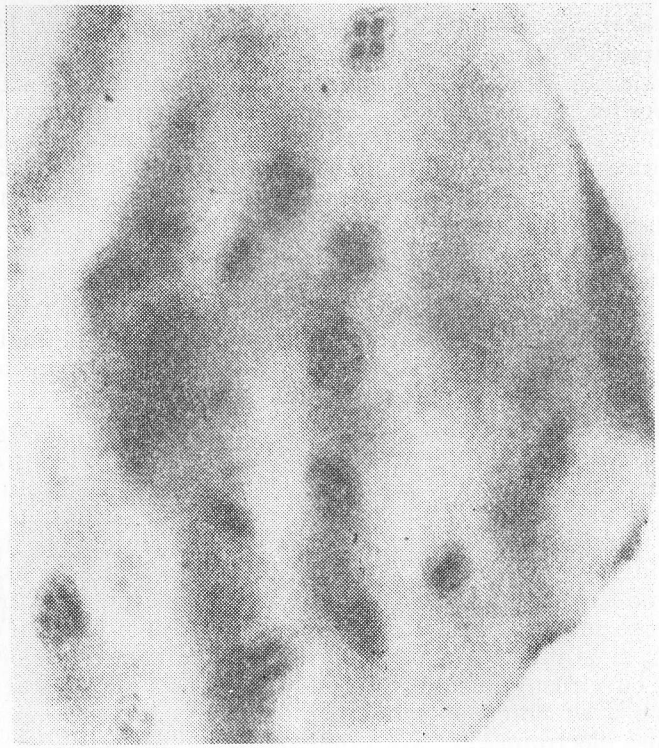


Fig. 2—5. Microelectronografie a unei secțiuni printr-un poliedru de la lăuture. Grupe de 2—7 virusuri în formă de bastonașe sînt înglobate într-o matrice proteică cristalină (după C. Morgan, G.H. Bergold, D.H. Moore și H.M. Rose, J. Biophys. Cytol., *1*, 190, 1955).

Pătrunderea virusului într-o nouă gazdă este în unele cazuri un fenomen pasiv. În cazul multor boli ale plantelor, virusul intră în celulă prin leziuni produse de insecte care se hrănesc cu planta respectivă.

[6] Capsida proteică rămîne în afară într-un singur caz - acela al virusurilor bacteriene (bacteriofagi) la care, într-adevăr, în celula gazdă pătrunde numai genomul viral. În rest, la virusurile zoo- și fitopatogene, virusul pătrunde în întregime în celula gazdă, unde are loc decapsidarea. În esență, capsida proteică are un rol fundamental, deoarece ea condiționează specificitatea de fixare a virusurilor de celula gazdă (*n. ed. rom.*).

Pentru a obține același rezultat, virusologii obișnuiesc să lezeze prin frecare suprafața frunzei înainte de a o stropi cu o suspensie de particule virale. În alte cazuri, proteina virală joacă un rol activ în penetrare. Astfel, bacteriofagul T_2 se fixează la suprafața celulei prin extremitatea cozii (fig. 2-1), forța atașării fiind probabil de aceeași mărime cu cea prin care o enzimă se combină cu substratul său sau un anticorp cu antigenul corespunzător. Printr-o serie de fenomene, încă incomplet descifrate, care includ contracția cozii (fig. 2-4), peretele celular din vecinătatea punctului de atașare se modifică, iar ADN-ul este injectat în celulă. O serie de virusuri ale animalelor, cum ar fi cel gripal, conțin o enzimă capabilă să hidrolizeze acidul neuraminic, component al peretelui celular. Se presupune că această enzimă joacă un rol în procesul penetrării, dar mecanismul de acțiune al acestui proces este încă incomplet cunoscut.

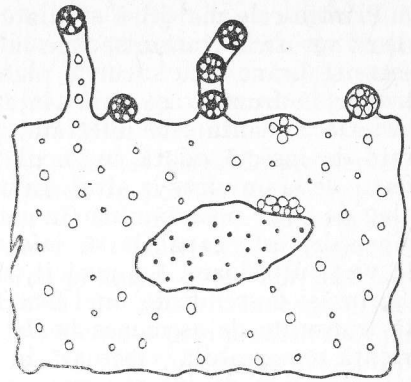
Odată pătruns în celulă, virusul își însușește practic aparatul de sinteză al celulei pentru scopurile sale. S-a afirmat că învelișul lipoidic al virusului variolei nu ar fi altceva decît un fragment din membrana celulară preluat de la gazda anterioară. Totuși, diferitele proteine virale, cît și acidul nucleic viral, sînt produși de sinteză speciali, nedetectabili în celulele sănătoase. Cunoștințele privitoare la asamblarea acestor produși de sinteză în particule infecțioase prezintă încă unele lacune. După numai 20 minute de la infectarea unei bacterii cu bacteriofagul T_2 și în mai puțin de 8 ore după infectarea celulelor animale în cultură cu virusul variolei, procesele de sinteză sînt destul de avansate pentru a se putea detecta noi particule infecțioase cu ajutorul microscopiei electronice.

Deși s-ar putea să existe o variabilitate considerabilă între celule în ceea ce privește numărul de descendenți produși după ce o singură particulă virală pătrunde într-o celulă, el este de ordinul sutelor în cazul T_2 și al virusului poliomielitei. În cazul virusului mozaicului tutunului, o singură celulă a unei frunze de tutun poate produce pînă la 10 000 particule.

Eliberarea particulelor infecțioase din celulă se explică prin diferite mecanisme. Bacteriofagul este eliberat prin liza celulei. În schimb, se crede că virusul mozaicului tutunului trece de la o celulă la alta prin conexiunile citoplasmatice denumite plasmodesme (cap. 5). Această formă de transmitere a fost dedusă din observația că virusul nu poate străbate peretele celulozic gros care înconjură celula vegetală. În sfîrșit, unele celule animale pot elibera virusuri fără să sufere liză, procesul fiind însoțit de producerea la suprafața celulei a unor prelungiri citoplasmatice ce conțin particule virale (fig. 2-6)[7].

[7] La virusurile zoopatogene (care parazitează animale) se cunosc următoarele modalități de eliberare:

Fig. 2—6. Eliminarea virusului plăgii aviare dintr-o celulă (după K.H. Smith, *Viruses*, University Press, Cambridge, 1962, p. 50).



Succesul unui virus bacterian, după ce a părăsit o celulă, depinde de contactul său întîmplător cu o altă gazdă (bacterie) susceptibilă. Nu orice bacterie poate juca acest rol, deoarece în legarea la suprafața celulei și în capacitatea acidului nucleic de a-și însuși aparatul de sinteză al celulei există un grad înalt de specificitate. De exemplu, T_2 infectează exclusiv celule de *Escherichia coli*, și, așa cum am arătat mai sus, numai celule care nu conțin profag.

În cazul virusurilor care infectează organismele pluricelulare, cel puțin pînă la moartea gazdei, sau pînă cînd aceasta își dezvoltă reacții imunitare eficiente, virusul se transmite ușor de la o celulă la alta. Pentru transmiterea de la o gazdă la alta însă, trebuie considerate diferite posibilități. Transmiterea aeriană, prin care noua gazdă inhalează sau ingerează virusul, este operativă în cazul multor virusuri de la animale; obișnuitele virusuri ale gripei sînt un binecunoscut exemplu în acest sens. Virusurile poliedrozei se răspîndesc prin intermediul ploii și al vîntului, de la cadavrele sau dejecțiile indivizilor infestați, sau prin hrănirea cu plante contaminate. Alte virusuri, printre care virusul febrei galbene la mamifere, ca și numeroase virusuri ale plantelor, se transmit de la o gazdă la alta prin intermediul insectelor. A devenit clasică în acest sens observația lui Walter Reed, datînd din anii 1900—1901, că oamenii se îmbolnăvesc de febră galbenă dacă sînt înțepați de un țînțar care a înțepat anterior o persoană suferind de această boală, deși pe vremea colonelului Reed, și timp de cîteva decenii după aceea, nu se știa că febra galbenă este cauzată de un virus.

— *eliberare lentă*, prin trecerea de la o celulă la alta, datorită permeabilității celulare;

— *eliberare prin înglobarea particulei în vezicule sau cisterne*, derivate din reticulul endoplasmatic;

— eliberare prin înmugurire (*n. ed. rom.*).

Printre cele mai bine studiate exemple în acest sens se pot cita o serie de virusuri, transmise prin intermediul puricilor de plante. Aceste insecte se hrănesc cu sucurile plantelor cu ajutorul trompei pe care o introduc în frunză, așa cum țînțarul se hrănește cu sîngele mamiferelor. Dacă planta este infectată, particulele virale sînt inevitabil aspirate de insectă odată cu sucul plantei. Fenomenele ulterioare sînt diferite de la un virus la altul. În unele cazuri, insecta, după o perioadă de lag de peste o săptămînă (în care timp virusul se stabilește în țesuturile sale) este capabilă să infecteze alte plante, în timpul întregii sale vieți ulterioare. La puricii plantelor care transmit variegarea la orez, însăși descendența unei femele care s-a hrănit cu o plantă infectată transmite de asemenea boala. Ba mai mult decît atît, într-o experiență remarcabilă, efectuată în Japonia, s-a dovedit că 23 de generații succesive de insecte erau capabile să infecteze plante de orez, fără să aibă ocazia să se reinfecteze prin hrănire cu plante bolnave. Asemenea rezultate nu lasă nici o îndoială asupra faptului că virusul se poate produce atît în plantă, cît și în insectă și că poate fi transmis de la o generație la alta a insectei prin ouă. În acest caz al virusului care transmite variegarea orezului se pare că o insectă nu infectează altă insectă decît pe cale ereditară, după cum o plantă nu infectează direct altă plantă. Așadar, există un ciclu obligatoriu de infecție între cele două tipuri de organisme. Un ciclu obligatoriu asemănător are loc și între mamifere și țînțari în cazul febrei galbene.

Originea virusurilor

Capacitatea virusului de a dispărea în edificiul celulei și dependența sa totală de mecanismul metabolic al gazdei par a-i anula statutul de organism. Am fi înclinați să considerăm virusul mai degrabă ca pe un fost constituent normal al celulei, care, ulterior, a dobîndit proprietăți infecțioase. Această problemă, dacă este legitim sau nu să considerăm virusul ca pe un organism, este deseori ridicată.

Problema are de fapt două aspecte, unul dintre ele referindu-se la originea virusului. A fost, oare, precursorul virusului actual un organism independent care prin mutație și selecție naturală s-a transformat în parazit intracelular, sau a fost o parte normală a genomului celulei, care a dobîndit o oarecare independență? Încă nu putem da un răspuns concludent la această întrebare și chiar dacă ar exista un răspuns, el ar ajuta prea puțin la înțelegerea virusului ca organism. Din punct de vedere pragmatic problema este nesemnificativă (din fericire, nu toți biologii sînt pragmatici, așa că asemenea întrebări se mai pun încă).

A doua latură a problemei se leagă de definiția organismului.

Acordarea statutului de organism unui virus depinde de limitele definiției, ceea ce este mai mult o problemă de preferințe și de convenție și nu una de conținut biologic. Vom ocoli acest subiect, în acest context, afirmînd că, în orice categorie l-am încadra, un virus este un parazit, subcelular dotat cu multe din proprietățile organismelor obișnuite.

O ultimă proprietate a virusurilor, care se leagă de problema originii lor, fără însă a o rezolva, se referă la poziția lor în raport cu selecția naturală. În mod ipotetic, un virus care s-ar comporta numai ca parte componentă a celulei, pînă într-atît încît să se reproducă sincron cu aceasta, așa cum se întîmplă cu profagul bacterian, ar fi supus selecției naturale simultan cu gazda sa. În măsura în care prezența virusului ar dăuna reproducerii gazdei, făcînd-o prin aceasta mai puțin adaptată decît organismele cu care ea se află în competiție, viitorul virusului ar fi de asemenea primejduit. Cum însă virusul este capabil să se desprindă de gazda sa și să infecteze alți indivizi, selecția naturală îl va trata ca pe o entitate genetică independentă. De aceea, virusul nu are nevoie pentru a supraviețui să se comporte în mod benign cu gazda sa; atîta timp cît posedă mecanisme eficiente de transmitere la un nou organism, el își poate permite să-și ucidă gazda, așa cum un prădător își ucide prada.

BACTERIILE

Bacteriile sînt cele mai mici organisme libere. Spre deosebire de virusuri, ele sînt destul de mari pentru a putea fi văzute cu microscopul optic. Au fost descrise pentru prima dată de către Antony van Leeuwenhoek, într-o serie de scrisori adresate Societății Regale din Londra (1676—1683). În aceste scrisori el a înfățișat organismele observate cu remarcabilul microscop confecționat de el însuși (fig. 2-7). Microscopiștii care i-au urmat lui Leeuwenhoek au reușit să observe bacteriile, împreună cu alte microorganisme, într-o mare varietate de forme și împrejurări. Astfel, ori de cîte ori avea loc un fenomen de putrefacție (în general, atunci cînd se expuneau la aer, timp de cîteva zile, soluții de materii organice) bacteriile erau prezente din abundență, într-o mare varietate de forme. Plantele și animalele aflate în descompunere devin, de fapt, un fel de suspensii de bacterii și alte microorganisme. Clarificarea materializării lor aparent „din nimic" și a varietății formelor lor a necesitat progrese tehnice și fundamente științifice considerate astăzi drept clasice în istoria biologiei. Înainte de a putea demonstra că bacteriile prezintă proprietățile generale ale organismelor, două aspecte de importanță critică trebuie luate în considerație. Unul dintre acestea este faptul că bacteriile de putrefacție iau naștere prin reproducere, și nu prin generație spontană, iar al doilea, că ele

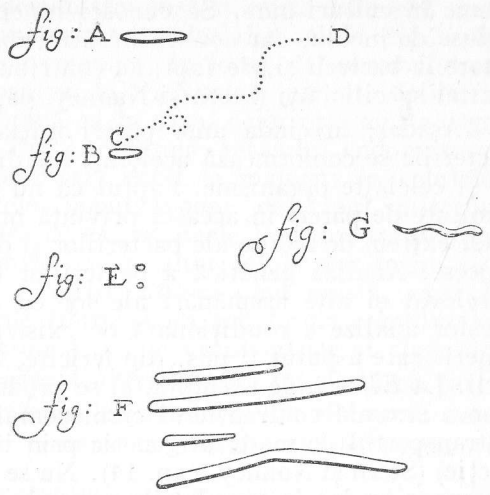
posedă un mecanism ereditar care le determină atît structura, cît și activitățile fiziologice.

Se știe de mult că alimentele fierte și închise ermetic cînd sînt încă fierbinți în vase care le feresc de contactul cu aerul pot fi păstrate nealterate cel puțin un an. Dar, dacă, după ce conținutul s-a răcit, vasul e deschis pentru un moment putrefacția poate avea loc. Interpretarea acestui fenomen pare simplă în prezent, dar ea este, de fapt, rezultatul a peste un secol de experiențe ingenioase. Efectele fierberii sînt ușor de înțeles: fierberea omoară majoritatea formelor de viață și inhibă puternic capacitatea de creștere a microorganismelor, deși există anumiți spori rezistenți la căldură, care pot suporta o expunere de scurtă durată la apă fierbinte. Dar de ce dacă deschidem un moment vasul cu alimente are loc putrefacția?

Dacă alimentele sînt închise în vase cînd sînt încă fierbinți și apoi sînt lăsate să se răcească, se creează un vid. Deschiderea vasului permite pătrunderea bruscă și suficient de violentă a unui curent de aer, pentru a produce chiar un sunet caracteristic. Pe la începutul secolului al XIX-lea, se credea că aerul conține un ingredient esențial pentru generația spontană a bacteriilor din materiile organice moarte din alimentele fierte. Alții presupuneau că prin fierbere nu toate organismele prezente erau omorîte, și, cum multe forme de viață necesită oxigen, era de presupus că pătrunderea oxigenului permitea mult mai bine exploatarea hranei de către microorganismele care au supraviețuit fierberii. Ultima explicație a fost că aerul care pătrunde în vas conține o cantitate oarecare de microorganisme. Această explicație s-a dovedit a fi cea corectă, confirmată prin imaginarea unor metode prin care se lăsa să pătrundă în vas numai aer filtrat sau purificat prin alte metode de particule materiale. Louis Pasteur a reușit acest lucru în 1861, fierbînd substanțe organice în vase cu gît lung curbat și umezit, pentru a reține pe pereți particulele de praf din aer. În ziua de azi, bacteriologii obișnuiesc să astupe vasele în care se află mediu de cultură cu vată sterilă, care reține foarte bine praful, permițînd totuși o bună circulație a gazelor din aer. Asemenea metode au demonstrat pe deplin că bacteriile nu pot lua naștere prin generație spontană.

Un al doilea aspect confuz elucidat de studiile din secolul al XIX-lea se referă la natura diversității morfologice și fiziologice a bacteriilor. Faptul că într-un produs în putrefacție se observă, la microscop, numeroase forme de bacterii se explică astăzi prin inocularea lui spontană cu gama corespunzătoare de bacterii. Demonstrarea valabilității acestei explicații a necesitat cunoașterea formelor mult mai omogene care se dezvoltă atunci cînd un mediu este însămînțat cu o singură tulpină bacteriană. Cea mai convenabilă soluție tehnică pentru aceasta constă în cultivarea bacteriilor pe suprafața unui mediu de cultură solidificat cu agar, un polizaharid extras din anumite alge

Fig. 2—7. Reproducere după una din figurile lui Leeuwenhoek și identificări propuse de Clifford Dobell (după Clifford Dobell, *Antoni von Leeuwenhoek and his Little Animals*, Harcourt, Brace, 1932, p. 239).



IMAGINI DE BACTERII BUCALE PREZENTATE DE LEEUWENHOEK
(Scrisoarea nr. 39,17 sept. 1683)
Măriri ($\times 1\frac{1}{2}$) după gravurile publicate în Arc. Nat. Det. 1695
Fig. A, un Bacillus mobil
Fig. B, Selenomonas sputigena, C ... D, traseul mișcării sale
Fig. E, Micrococci
Fig. F, Leptothrix buccalis
Fig. G, o spirochetă probabil „Spirochaeta buccalis", forma cea mai mare dintre aceste bacterii

marine, pe care majoritatea bacteriilor nu-l pot degrada. Ideea care a stat la baza acestei tehnici aparține lui Robert Koch, care în 1881 a observat zone delimitate de bacterii diferite crescute pe felii de cartof. Descendenții unei bacterii ajunse întîmplător pe suprafața unui mediu solid nu se pot amesteca liber cu descendenții altor bacterii plasate simultan în alte puncte de pe suprafața acestui mediu.

Clona de bacterii crescute ca masă compactă pe suprafața unui mediu de cultură a fost denumită colonie; atît examenele microscopice, cît și analizele biochimice au demonstrat că membrii unei astfel de colonii manifestă o eterogenitate structurală considerabil mai mică decît cei ai unei culturi lichide inoculate prin expunere la aer sau apă, sau prin alte tehnici care permit o însămînțare multiplă. Pe de altă parte, aceste metode au scos la iveală faptul că bacteriile manifestă un grad ridicat de specificitate genetică. *Manualul de bacteriologie determinativă* al lui Bergey enumeră cca 1 500 de tipuri de bacterii ce pot fi deosebite unele de altele printr-o combinație de caractere morfologice și metabolice și care își păstrează aceste caracteristici multă

vreme în culturi pure. Se cunosc, bineînțeles, mutații și modificări induse de mediu, dar acestea nu afectează conceptul specificității ereditare la bacterii și, de fapt, au contribuit mult la elucidarea cauzelor acestei specificități (Stern și Nanney, cap. 14).

Așadar, în ciuda unor păreri inițiale contrare, s-a constatat că bacteriile se conformează acelorași reguli ale reproducerii și eredității ca și celelalte organisme. Faptul că nu a existat întotdeauna o unanimitate de păreri în această privință nu se datorește decît dimensiunilor extrem de reduse ale bacteriilor și dificultății de a observa aceste procese. Analiza genetică a bacteriilor efectuată în ultimele decenii a relevat și alte asemănări ale lor cu alte organisme. Posibilitatea acestor analize e condiționată de existența unui schimb de material genetic care a putut fi pus, din fericire, în evidență la mai multe bacterii. La *E. coli*, de exemplu, el se produce prin două mecanisme: fuziunea sexuală cu transferul cromozomului de la un individ la altul și transportul de material genetic prin intermediul virusurilor (transducție) (Stern și Nanney, cap. 14). Nu se știe încă în ce măsură aceste fenomene au loc în populațiile naturale.

Structura

Examinate la microscopul optic, bacteriile sînt prea mici pentru a permite descrierea directă a structurii lor detaliate. În cazuri extreme, cum ar fi *Pasteurella tularensis*, lungimea bacteriei nu depășește 1μ; și cum în condiții optime puterea de rezoluție a microscopului optic este de numai 0,1μ, se poate observa foarte puțin din substructura unui asemenea organism. Totuși, bacteria este un organism independent care posedă toate mecanismele de sinteză necesare pentru creștere și reproducere. Este uimitor faptul că o atît de mică entitate cum este bacteria să fie înzestrată cu toate componentele fiziologice și structurale necesare pentru nutriție, creștere și reproducere.

Studiată prin tehnici cu putere de rezoluție mai mare decît cea a microscopului optic, bacteria dezvăluie aceeași complexitate ca cea evidentă în cazul altor organisme. Pentru specialistul de chimie organică bacteria este exact la fel de eterogenă ca orice alt organism, deoarece ea conține practic toate categoriile principale de compuși biologici. Biochimistul, prin studiul sistemelor enzimatice, poate constata că o singură bacterie conține aproape toate căile metabolice prezente în alte celule, deși între diferitele tipuri de bacterii pot apărea diferențe importante. Biologia celulară, încercînd să pună în evidență modul în care moleculele organice și macromoleculele ce pot fi extrase din celulele bacteriene sînt organizate și interacționează într-un organism funcțional, descoperă că bacteria reprezintă același uimitor nod de enigme ca orice altă celulă.

Microscopia electronică a demonstrat însă anumite diferențe reale și constante între bacterii și majoritatea celorlalte celule (fig.2—8). La bacterii nu există un nucleu compact, în locul său observîndu-se reacțiile de culoare specifice pentru ADN. Nucleul nu este delimitat de restul celulei printr-o membrană ca în cazul celor mai multe organisme. Sistemul de membrane din citoplasmă, reticulul endoplasmic, lipsește sau este mai slab reprezentat decît la majoritatea celulelor animale și vegetale. Organitele membranoase de tipul mitocondriilor lipsesc, de asemenea. (De aceea, enzimele lanțului transportor de electroni ce caracterizează mitocondria altor celule sînt intim asociate cu membrana celulară.) Flagelii, atunci cînd există, apar la microscopul electronic ca simple fibre, și nu sub forma complexelor de fibre înconjurate de o membrană, ca în cazul cililor și flagelilor plantelor și animalelor. Citoplasma bacteriilor este încărcată cu particule de aceeași dimensiune cu ribonucleoproteinele din ribozomii care, cum se știe, sînt sediul sintezei proteice la celelalte celule. Pigmenții

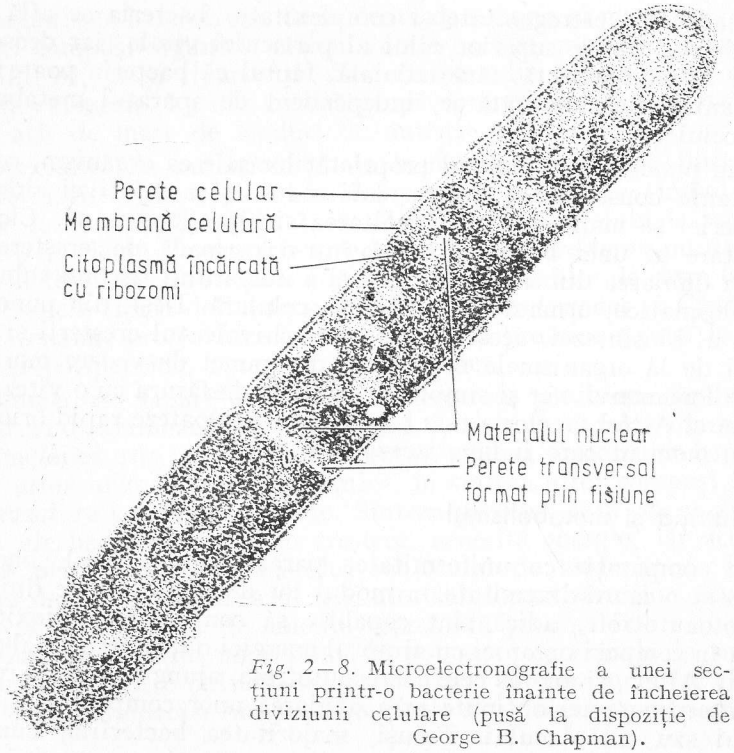


Fig. 2—8. Microelectronografie a unei secțiuni printr-o bacterie înainte de încheierea diviziunii celulare (pusă la dispoziție de George B. Chapman).

fotosintetici, la formele fotosintetizatoare, sînt localizați în mici cromatofori ovoizi, cu totul diferiți de cloroplastele lamelare, mult mai mari, ale plantelor verzi.

Toate bacteriile sînt înconjurate de un perete celular gros de cca 10—20 mμ. Purificarea și analiza chimică a peretelui celular arată faptul că el este un polimer complex, conținînd aminoacizi și zaharuri aminate, împreună cu diferite cantități de lipide, glucide și alte substanțe. El este, deci, în general destul de deosebit din punct de vedere chimic de peretele celulozopectic al celulei vegetale, deși îndeplinește, cu aceeași eficacitate, unele funcții identice. Peretele celular al bacteriei este suficient de extensibil pentru a împiedica umflarea prin endosmoză a celulei, cînd aceasta este imersată în apă, fenomen care are loc atunci cînd celula își pierde peretele celular prin digestie enzimatică. În fine, peretele celular poate fi înconjurat, la rîndul său, de capsule suplimentare de natură polizaharidică sau polipeptidică (un binecunoscut exemplu în acest sens este teaca polizaharidică ce înconjură celula de *Pneumococus*, dacă ADN (genomul bacterian) conține gene responsabile de sinteza polizaharidului capsular.

Așadar, ca eterogenitate și complexitate, bacteria se află la un nivel de organizare superior celui al particulei virale, iar deosebirile față de aceasta reflectă, fără indoială, faptul că bacteria poate exista ca organism de sine stătător, independent de aparatul metabolic al altor celule.

Din punctul de vedere al proprietăților sale ca organism, cea mai importantă consecință a dimensiunii reduse și a relativei simplități a bacteriei se manifestă în dezvoltarea si reproducerea sa. Ciclul de dezvoltare al unei bacterii constă într-o perioadă de creștere, care duce la dublarea dimensiunilor sale și a numărului fiecărei subunități protoplasmatice, urmată de diviziunea celulară. Deși, din punctul de vedere al biosintezei, acest proces este echivalentul creșterii și reproducerii de la organismele mai mari, din punct de vedere morfologic este un fenomen direct și simplu ce se poate desfășura cu o viteză mult mai mare. Astfel, bacteria este capabilă să exploateze rapid orice situație de moment care îi favorizează creșterea.

Nutriția și metabolismul

În comparație cu uniformitatea parazitismului viral, bacteriile manifestă o mare diversitate în modul lor de viață. Unele dintre ele sînt fotoautotrofe, adică sînt capabile să convertească dioxidul de carbon în compuși organici cu ajutorul energiei obținute prin absorbția luminii. Altele, și anume cele chemoautotrofe, ajung la același rezultat cu ajutorul energiei obținute prin oxidarea unor compuși ai fierului, sulfului sau amoniacului. Totuși, majoritatea bacteriilor cunoscute

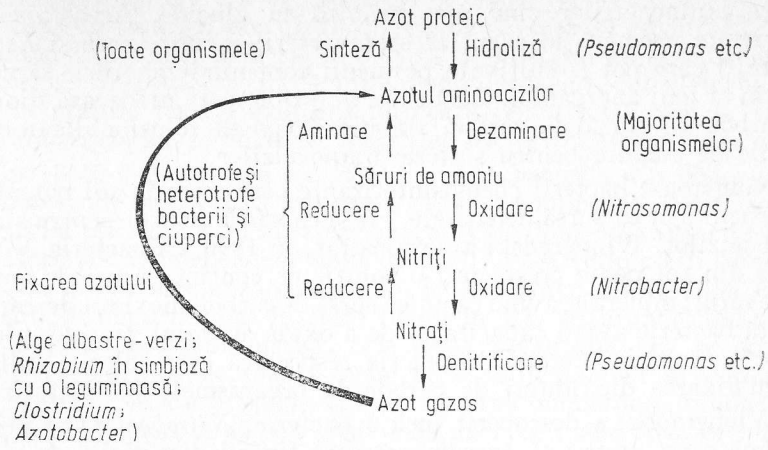


Fig. 2—9. Modificările stării azotului catalizate de enzimele din bacterii și din alte microorganisme.

sînt organisme heterotrofe, dependente de energia și materia oferite de diferiți compuși organici; nenumăratele bacterii marine, de apă dulce sau din sol, ca și tipurile de bacterii parazite și simbionte intră în această categorie. La nici o altă grupă de organisme nu există o varietate atît de mare de moduri de nutriție.

Specializările nutriționale ale bacteriilor sînt bine ilustrate de transformările chimice ale azotului care se produc în timpul activităților lor metabolice (fig. 2—9). De exemplu, proteinele reprezintă o sursă excelentă de materie și energie pentru creșterea multor organisme heterotrofe. Proteinele sînt însă greu absorbite de către bacterii. Totuși unele tipuri de bacterii, cum ar fi *Pseudomonas* și *Clostridium*, secretă enzime proteolitice care hidrolizează proteinele pînă la aminoacizi și polipeptide, care pot fi absorbite.

Numeroase tipuri de bacterii heterotrofe pot crește în laborator în culturi de aminoacizi ca unică sursă de energie. O parte din molecula aminoacizilor este utilizată fie direct în sinteza proteinelor bacteriene, fie în urma unor modificări chimice, în sinteza altor compuși organici din structura celulei bacteriene. Sinteza proteică însă, ca și alte activități ale bacteriei aflate în creștere, necesită energie, iar aceasta se obține prin degradarea restului moleculei de aminoacizi. Produșii acestei degradări conțin azot mai ales sub forma sărurilor de amoniu. În acest caz, sărurile de amoniu reprezintă produși finali ai metabolismului, dar în alte împrejurări ei pot servi ca principala substanță nutritivă. Astfel, o cultură de bacterii care *produce* amoniac cînd este hrănită cu aminoacizi sau proteine poate să *utilizeze* amoniacul pentru

sinteza aminoacizilor cînd este hrănită cu glucide. Aceasta este o proprietate necesară în cazul acestor bacterii (printre care și *Escherichia coli*) care pot fi cultivate pe medii conținînd zaharuri, săruri de amoniu și ioni anorganici. Bacteriile autotrofe care utilizează dioxidul de carbon ca sursă de carbon trebuie să poată folosi obligatoriu și sărurile de amoniu pentru sinteza aminoacizilor.

Numeroase bacterii chemosintetizante care cresc în sol pot utiliza amoniacul atît ca sursă de energie, cît și ca sursă de azot pentru sinteza aminoacizilor. Winogradski a demonstrat, în 1890, că bacteria *Nitrosomonas* din sol poate crește într-o soluție ce conține săruri de amoniu și alte săruri minerale, avînd ca unică sursă de carbon dioxidul de carbon, această bacterie avînd capacitatea de a oxida amoniul, transformîndu-l în nitrit. Energia produsă în reacția respectivă este folosită ulterior pentru fixarea dioxidului de carbon la organismele fotosintetizante.

Winogradski a descoperit încă o bacterie, *Nitrobacter*, cu însușiri asemănătoare, numai că energia necesară fixării dioxidului de carbon este furnizată de oxidarea nitriților la nitrați. Nici *Nitrosomonas*, nici *Nitrobacter* nu pot trăi pe surse organice de azot.

Numeroase bacterii care au capacitatea de a folosi amoniul ca sursă de azot în medii cu hidrați de carbon pot folosi și nitrații în același scop, după ce în prealabil reduc nitrații la săruri de amoniu, cheltuind energie metabolică. Ele se comportă deci într-un mod exact opus față de *Nitrosomonas* și *Nitrobacter*. Ca și sărurile de amoniu, nitrații pot fi, prin urmare, fie produși metabolici, fie substanțe nutritive, în funcție de organism și de condiții.

Vom menționa, în sfîrșit, faptul că anumite bacterii pot converti compușii cu azot din sol în azot atmosferic (N_2), în timp ce altele pot desfășura procesul invers, încorporînd azot atmosferic în aminoacizi și, pînă la urmă, în proteine. Astfel *Pseudomonas* folosește nitrații reducîndu-i la azot liber, în timp ce utilizarea azotului atmosferic pentru formarea azotului organic este proprietatea altor bacterii și a algelor albastre-verzi cu care ele sînt îndeaproape înrudite. Deși unele bacterii, cum ar fi *Azotobacter*, pot fixa azotul ca organisme independente, un exemplu și mai bine cunoscut este cel al bacteriilor care realizează acest lucru numai trăind în rădăcinile plantelor leguminoase. Acesta este un exemplu clar de simbioză, o asociere fizică între două organisme independente, cu avantaje reciproce.

Spre deosebire de majoritatea plantelor superioare, leguminoasele, cum ar fi mazărea și trifoiul, pot adeseori să crească bine în soluri sărace în azot. Deoarece plantele în creștere conțin mai mult azot decît semințele din care s-au format, este de presupus că ele preiau, într-un mod oarecare, o parte din acest azot din atmosferă. Capacitatea leguminoaselor de a fixa azot este însă redusă dacă semințele sînt puse să

germineze într-un sol sterilizat în prealabil, ceea ce sugerează faptul că pentru a fixa azot plantele trebuie să fie infectate cu anumite microorganisme. Într-adevăr, rădăcinile leguminoaselor cultivate în condiții favorabile fixării azotului formează nodozități, care la examinarea microscopică se dovedesc a conține bacterii din genul *Rhizobium*.

În 1888, Beijerinck a izolat și cultivat bacteria din nodozități și a demonstrat faptul că, întocmai ca și leguminoasa, bacteria este incapabilă prin ea însăși să fixeze azotul. Cele două organisme pot, așadar, să trăiască independent unul de altul, atîta timp cît li se oferă o sursă de azot corespunzătoare, cum ar fi nitrații. *Rhizobium* crește, probabil, în mod normal în stare liberă în sol, iar atunci cînd semințele leguminoasei germinează, cele două organisme vin în contact. Bacteriile pătrund în plantă prin perii radiculari și se deplasează spre centrul rădăcinii, unde se pot observa numeroase celule pline cu bacterii. Numai după ce a avut loc „infecția", cele două organisme, acționînd coordonat, devin capabile să fixeze azotul.

Aspectele privind utilizarea și producerea diferitelor forme de azot de către bacterii ne permit să ne formăm o idee despre diversitatea și gama largă a exigențelor lor nutritive. Dintr-un asemenea exemplu putem să ne dăm seama că în natură trebuie să existe multiple resurse nutritive pe care un anumit grup de bacterii este înzestrat a le exploata în mod exclusiv. Spectrul de diversitate al acestor condiții de mediu ar fi părut și mai larg dacă am fi discutat și despre alte forme de chemosinteză și heterotrofie, precum și despre fotosinteza bacteriană. În prezentarea de mai sus nu ne-am propus însă să pătrundem în profunzimea acestui subiect vast și deosebit de complex.

Modul de viață al bacteriilor

Transformările chimice ale diferiților compuși ai azotului, descrise mai sus, au fost stabilite prin izolarea și cultivarea bacteriilor respective, determinîndu-se ce elemente nutritive le sînt necesare pentru creștere și măsurîndu-se cantitatea de produse rezultate din metabolismul lor. Asemenea informații conduc inevitabil la speculații asupra situațiilor cu care sînt confruntate bacteriile în mediul lor natural.

Într-un mediu natural care conține săruri de amoniu din îngrășămintele naturale, cum este gunoiul de grajd, sau din cele artificiale, dispariția acestor săruri și apariția nitraților semnalează prezența atît a bacteriilor din genul *Nitrosomonas* cît și a celor din genul *Nitrobacter*. Aceasta poate fi confirmată prin analiza bacteriologică a probelor prelevate din mediul respectiv. Totuși, detaliile în legătură cu procesele chimice care au avut loc și nici cele privitoare la proveniența exactă și soarta bacteriilor după epuizarea sursei nutritive nu pot fi precizate. De asemenea, este greu de înțeles unde s-au aflat și ce acti-

vităţi au desfăşurat bacteriile respective înainte de a li se furniza sărurile de amoniu şi nici ce soartă le aşteaptă după ce acestea vor fi epuizate.

În condiţii de laborator favorabile, numeroase bacterii pot creşte cu viteză considerabilă. *Escherichia coli*, într-o soluţie ce conţine nitrat, fosfat şi alte săruri minerale, avînd glucoza ca sursă de carbon şi energie, poate creşte divizîndu-se o dată în 20 de minute. Cu această viteză, o singură bacterie poate produce o clonă de celule al cărei efectiv şi a cărei masă s-au dublat de 36 de ori în 12 ore, dînd naştere la 7×10^{10} bacterii. Dar în ce măsură poate bacteria să găsească asemenea condiţii ideale în natură? Există oare condiţii naturale care să-i permită creşterea însă cu o viteză mai mică? În ce condiţii va trece ea în stare de latenţă, păstrîndu-şi capacitatea de a creşte din nou odată cu ameliorarea condiţiilor? Cu alte cuvinte, care sînt condiţiile la care selecţia naturală a adaptat bacteria?

În natură sînt rare situaţiile în care se întîlnesc condiţii relativ ideale realizate în laborator. Bacteriile din tractul digestiv al vertebratelor, printre care şi *E. coli*, trăiesc într-un mediu bogat din punct de vedere nutritiv şi, în acelaşi timp, constant. Condiţiile sînt atît de favorabile pentru creşterea lor, încît aproximativ o treime din greutatea uscată a materiilor fecale poate fi formată din celule bacteriene. În sol, de asemenea, se poate presupune că valoarea nutritivă a mediului este destul de constantă, totuşi aci viteza de creştere a bacteriilor de *E. coli* este considerabil mai mică decît în condiţiile de laborator. O examinare mai atentă a condiţiilor din sol scoate la iveală faptul că, în multe privinţe, el este un mediu instabil, în care viaţa trece alternativ prin perioade favorabile şi perioade mai puţin favorabile.

Solul este o combinaţie complexă de particule minerale, materii organice în descompunere şi organisme vii. El poate fi alternativ inundat, umed sau uscat. Cînd este umed sau uscat, solul este adeseori aerat furnizînd din abundenţă oxigenul necesar organismelor pe care îl populează. Cînd este inundat, aerul este complet înlocuit prin apă, transformînd solul într-un mediu anaerob, ce stimulează creşterea bacteriilor anaerobe, inhibîndu-le pe cele ce au nevoie de oxigen. În regiunile cu climat temperat sau subarctic, solul poate îngheţa timp de cîteva săptămîni sau chiar luni pe parcursul unui an.

În fiecare an, la suprafaţa solului se adaugă substanţe nutritive organice, mai ales sub formă de frunze moarte, ierburi şi alte materiale vegetale, care sînt în permanenţă invadate de bacterii şi de alte organisme ce iniţiază descompunerea lor. S-a estimat că un gram de sol fertil conţine mai mult de 10^9 celule bacteriene vii, dar numeroase alte organisme sînt prezente şi ele afectează abundenţa şi activitatea bacteriilor la fel de intens precum le afectează variaţiile proprietăţilor

fizice şi nutritive ale solului. În ce priveşte masa organismelor prezente, ciupercile — competitori heterotrofi ai bacteriilor, sînt la fel de abundente în multe soluri. Ciupercile afectează bacteriile în mai multe privinţe, pe lîngă acţiunea lor de concurenţi pentru obţinerea hranei. Astfel, numeroase ciuperci din sol excretă, în cultură, substanţe care omoară bacteriile sau le inhibă creşterea. Aceste binecunoscute „antibiotice", care au ajutat într-un mod spectaculos medicina modernă să facă faţă infecţiilor bacteriene, se produc şi acţionează, probabil, şi în anumite zone din sol. Pe de altă parte, unele produse metabolice ale ciupercilor, cum ar fi amoniacul, servesc ca hrană pentru anumite bacterii, iar hifele moarte ale ciupercilor asigură nutriţia altor bacterii.

Printre celelalte organisme heterotrofe prezente în sol se numără protozoarele şi unele animale pluricelulare mici, mai ales diferite nematode şi artropode. Acestea alcătuiesc o societate „necruţătoare", ai cărei membri devorează bacterii, ciuperci, sau se devorează între ei. În sfîrşit, la suprafaţa solului, mai există plante fotosintetizatoare, printre care unele alge şi muşchi, iar la adîncime mai mare, rădăcinile plantelor vasculare. Acestea sînt organismele autotrofe, ale căror activităţi sintetizante furnizează materia organică necesară nutriţiei întregii asociaţii complexe de organisme din sol. În anumite regiuni ale solului ele intră probabil în competiţie cu bacteriile pentru sărurile de amoniu şi alte săruri minerale. Reiese că o bacterie din sol, care se află în locul potrivit, la momentul potrivit, poate să beneficieze de cele mai favorabile condiţii, dar că ea poate fi confruntată şi cu factori nefavorabili. Îngheţul, inundaţiile (sau curenţii de apă), antibioticele şi animalele de pradă constituie astfel de factori. Pe de altă parte, chiar dacă bacteria reuşeşte să scape din aceste împrejurări, rămîne întotdeauna eventualitatea epuizării hranei.

În culturi de laborator, cînd are loc epuizarea hranei majoritatea celulelor mor. Aceasta este probabil şi soarta majorităţii celulelor eliminate din tractul digestiv al unui vertebrat şi în mod frecvent şi soarta bacteriilor în porţiuni limitate ale solului. Şi totuşi, prin simpla examinare a unei plăci Petri cu mediu nutritiv sau apă de robinet, expuse la aer, sau chiar a unei bucăţi de material textil, observăm o populaţie abundentă de bacterii latente, capabile încă de creştere. Unele dintre ele au trecut în această stare specială de latenţă formînd spori, care, la rîndul lor, se pot transforma din nou în celule vegetative cînd sînt transferate într-un mediu corespunzător pentru creştere (p. 55). Altele însă au aspect de celule vegetative şi pot fi considerate latente numai datorită faptului că se găsesc într-un mediu incompatibil cu creşterea.

În laborator se poate prelungi viaţa unei bacterii impunîndu-i o creştere lentă. Dacă o cultură de pe suprafaţa unui mediu nutritiv în agar este acoperită cu ulei mineral şi păstrată la frigider, ea poate fi menţinută în stare viabilă cu cîteva săptămîni sau luni mai mult decît

în condiții optime de creștere. Putem presupune că, în condiții speciale bacteriile s-ar putea comporta la fel și în mediul lor natural.

Imaginea care se conturează ne prezintă bacteria operînd într-un mediu neprielnic și plin de neprevăzut. Ea îi face față reproducîndu-se cît poate de repede atunci cînd condițiile o permit. Dintr-un număr mare de descendenți, o parte ar putea avea șansa de a prinde perioade de trecere favorabile. Din punctul de vedere al bacteriei individuale, aceasta nu pare a fi o perspectivă probabilă; șansa ca un anumit organism să fie suficient de bine hrănit pentru a da naștere unei clone pare în general foarte mică. Totuși, modul de viață bacterian, cu mecanismele sale destinate să asigure continuitatea liniei, asigură perpetuarea populației. Ubicuitatea bacteriilor latente și capacitatea lor de a exploata rapid orice condiții trecătoare favorabile creșterii sînt într-adevăr impresionante pentru om, al cărui mod de viață este atît de diferit.

Adaptarea

În afară de viteza mare cu care membrii săi se reproduc și de capacitatea de a supraviețui în stare de latență, sistemul bacterian mai prezintă și alte trăsături care sporesc semnificativ capacitatea acestor organisme de a reuși în lupta pentru existență. Una dintre aceste trăsături este rata cu care mutațiile genetice se generalizează într-o populație. Rata mutațiilor se exprimă, în general, pentru o genă dată, sub forma numărului de mutații existente într-o nouă generație a populației. La majoritatea organismelor, valoarea sa se ridică la 10^{-5} — 10^{-8}; cu alte cuvinte, va trebui să examinăm între 100 000 și 100 000 000 de descendenți ai unor genitori purtători ai unei anumite gene, pentru a putea depista o mutație a genei respective. Nici bacteriile nu fac excepție în această privință, după acest criteriu, rata mutațiilor la bacterii fiind cea standard. În schimb, în condiții optime de creștere, viteza cu care iau naștere descendenții este atît de mare în comparație cu cea a altor organisme (în special a celor pluricelulare), încît frecvența mutațiilor în unitatea de timp este neobișnuit de mare. Selecția naturală operează, de aceea, cu rată mare, astfel încît o populație de bacterii se poate adapta genetic cu viteză relativ mare la numeroasele modificări ale mediului. De exemplu, o populație de *E. coli* sensibilă la penicilină poate da naștere la o populație considerabilă de celule rezistente la penicilină în numai cîteva zile. Un astfel de potențial are evident o mare valoare adaptativă.

În afară de răspunsurile de acest tip, ce aparțin întregii populații, bacteria ca individ poate reacționa într-un mod care îi conferă o capacitate sporită de a crește sau de a supraviețui în împrejurări nefavorabile. Vom prezenta trei exemple în acest sens.

Numeroase bacterii sînt mobile mișcîndu-se cu ajutorul flagelilor. Se poate observa în unele cazuri că ele se pot deplasa spre zone unde condițiile de creștere sînt favorabile. De exemplu, bacteriile fotosintetizatoare mobile prin deplasarea liberă se aglomerează de la întuneric la lumină. Alte forme răspund în același mod la oxigen, evitîndu-l dacă sînt anaerobe, sau aglomerîndu-se în regiunile oxigenate dacă sînt aerobe.

Un al doilea exemplu este oferit de formarea enzimelor adaptative. De exemplu, *Escherichia coli* sintetizează enzima ce hidrolizează dizaharidele care conțin galactoză (ca, de exemplu, lactoza) numai în prezența dizaharidului. Dacă e cultivată pe zaharoză, bacteria nu cheltuiește energia și constituenții moleculari necesari pentru sinteza enzimei hidrolitice. Din punctul de vedere al selecției naturale, acest comportament se explică cel mai ușor ca adaptare ce permite o utilizare mai economică e energiei.

În sfîrșit, formarea sporilor poate fi considerată, de asemenea, ca un răspuns adaptativ al individului la mediu. La unele forme de bacili, formarea sporilor este stimulată de anumiți factori, cum ar fi epuizarea substanțelor nutritive din mediu. Materialul nuclear și alți constituienți ai protoplastului formează în interiorul celulei o masă sferică sau ovoidală și în jurul acesteia se depune un perete gros format din peptide ce conțin hexozamine. Sporul astfel format nu mai are metabolism decelabil și poate rezista la uscăciune sau chiar la fierbere de scurtă durată. Dacă mai tîrziu este expus la condiții favorabile creșterii, sporul de rehidratează, își rupe capsula și își reia creșterea și reproducerea.

Nivelul bacterian de organizare este deci echipat cu o gamă considerabilă de reacții adaptative. Deși hazardul joacă un rol important în viața bacteriilor, soluții ca cele expuse mai sus măresc probabilitatea perpetuării genomului celulei bacteriene.

PLANTELE ȘI ANIMALELE UNICELULARE

Plantele și animalele pluricelulare sînt alcătuite din celule deosebite în multe privințe de celula bacteriană. Examinate la microscopul optic, ele se dovedesc a fi mult mai mari și mai eterogene decît majoritatea bacteriilor; în microscopia electronică se poate observa o dezvoltare mult mai importantă a organitelor membranoase. Aceste caractere citologice nu sînt însă legate exclusiv de starea multicelulară, deoarece există numeroase organisme unicelulare care prezintă o structură similară. Printre acestea se află și reprezentanți ai regnului animal și ai celui vegetal: protozoarele dintre animale și mai multe grupe de alge unicelulare și de ciuperci, dintre plante.

Ca și bacteriile, aceste organisme prezintă o gamă largă de moduri de viață. Autotrofia este prezentă la alge care trăiesc ca organisme fotosintetizatoare, heterotrofia este practicată de către protozoare și levuri. Numeroase forme intermediare pot trece de la un mod de nutriție la altul, iar altele pot practica simultan fotosinteza și heterotrofia.

Problemele legate de adaptabilitatea reprezentanților fotosintetici și a celor heterotrofi se reflectă atît de profund în structura și comportamentul lor, încît e pe deplin posibilă prezentarea lor separată.

Substratul structural al funcțiilor vitale

Organizarea unei alge unicelulare

Alga verde flagelată *Chlamydomonas* este una dintre cele cîteva alge unicelulare a căror structură a fost, pînă în prezent, examinată la microscopul electronic. Ea a fost, de asemenea, obiectul multor studii de microscopie optică, astfel încît structura sa este destul de bine cunoscută pentru a putea servi ca exemplu în prezentarea structurii plantelor unicelulare (fig. 2-10).

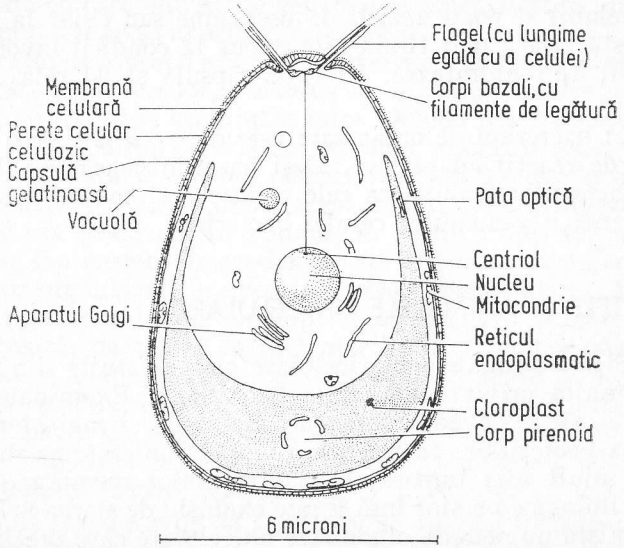


Fig. 2—10. Reprezentarea unei microelectronografii a unei secțiuni de *Chlamydomonas* (modificat după R. Sager, Science, *132*, 1459, 1960, și după alte surse).

Chlamydomonas este reprezentată de o celulă ovală, măsurînd aproximativ 6 × 8μ, fiind deci considerabil mai mare decît majoritatea bacteriilor. Este înconjurată de un perete celulozic subțire (de cca 40mμ grosime), care, la rîndul său, este înconjurat de o capsulă gelatinoasă la fel de subțire, de natură polizaharidică. La extremitatea anterioară a celulei se află 2 flageli, care ies prin niște pori ai peretelui celular, iar mișcările de „biciuire" executate de acești flageli trag celula înainte. Fiecare flagel este legat de un corp bazal, aflat în grosimea peretelui celular; un filament scurt leagă corpii bazali între ei (deși nu s-a observat încă la microscopul electronic, se crede că un alt filament leagă perechea de corpi bazali de un centriol localizat în interiorul membranei nucleare; cînd celula se divide, vechiul aparat motor se dezintegrează, iar produșii de diviziune ai centriolului dau naștere, probabil, noilor aparate motorii ale celulelor fiice).

Citoplasma este în mare parte ocupată de un cloroplast mare, în formă de cupă, delimitat de o membrană și alcătuit din numeroase grupe de lamele dispuse oarecum asemănător cu grana din cloroplastele plantelor superioare. Printre diferențierile speciale ale cloroplastului se numără un singur corp pirenoid care servește ca sediu al formării granulelor de amidon și o „pată optică" roșie, formată de 2 lame ce conțin pigmenți carotenoizi, despre care se crede că funcționează în orientarea mișcărilor celulei înspre lumină. În afară de cloroplast, în citoplasmă se mai află mitocondrii, reticul endoplasmatic, granule ribonucleoproteice și aparatul Golgi, toate avînd probabil aceleași funcții ca și organitele respective ale altor celule. O pereche de vacuole contractile situate la extremitatea anterioară joacă un rol în extracția apei (p. 68). În sfîrșit, se mai pot găsi unul sau mai multe tipuri de vacuole ce conțin diferite incluzii.

Nucleul este localizat în centrul celulei. Ca la majoritatea plantelor și animalelor, conținutul său este separat de citoplasmă printr-o membrană; nucleul conține cromozomii, vizibili la microscopul optic în timpul diviziunilor mitotice și meiotice. Membrana nucleară, spre deosebire de cea de la majoritatea celulelor animale și vegetale, rămîne intactă în timpul mitozei, iar centriolii și fusul de diviziune rămîn în interiorul său.

Celula de *Chlamydomonas* nu este însă reprezentativă din toate punctele de vedere pentru celula algelor. Unele alge unicelulare nu prezintă perete celular detectabil, sau, dacă au perete celular, acesta poate avea complet altă formă și altă compoziție, așa cum vom vedea în continuare în cazul diatomeelor și al dinoflagelatelor. Vacuolele contractile există numai la algele de apă dulce, care au pereți celulari subțiri și la care absorbția prin osmoză a apei trebuie contracarată prin procese de excreție. Atît flagelii, cît și corpii bazali și centriolii corespunzători lipsesc la numeroase alge. În multe cazuri, cloroplastul

unic, mare, este înlocuit de numeroase cloroplaste mici. În sfîrșit *Chlamydomonas* este lipsită de una dintre cele mai importante caracteristici ale majorității celulelor plantelor multicelulare, și anume că nu prezintă vacuola centrală mare care face ca citoplasma să fie dispusă în cea mai mare parte la periferia celulei acestora, căptușind peretele celular. În ciuda acestor deosebiri, nivelul general de organizare de la *Chlamydomonas* și structura fină a multor organite citoplasmatice sînt reprezentative și pentru alte celule animale și vegetale, fiind în contrast izbitor cu structura fină a bacteriilor.

Adaptarea la algele pelagice

Următoarea problemă de care trebuie să ne ocupăm este modul în care algele unicelulare își desfășoară existența și, în acest scop, un bun model îl reprezintă algele unicelulare, organisme predominante în mări și oceane. Cele mai abundente alge în acest mediu sînt diatomeele și dinoflagelatele. Ambele grupe includ și specii de apă dulce, unele diatomee trăiesc și pe suprafața solului, dar cel mai bine reprezentate sînt în mediul pelagic.

Ambele grupe cuprind forme unicelulare, cu diametre de cca 20μ, fiind astfel considerabil mai mari decît *Chlamydomonas*. Dinoflagelatele sînt de obicei protejate de plăci celulozice care le dau un aspect de carapace (fig. 2-11a) și posedă 2 flageli, unul extins, iar celălalt răsucit în jurul celulei, într-un șanț situat între plăcuțele de celuloză. Diatomeele sînt închise într-o pereche de valve silicioase (fig. 2-11b și 2-15). Unele dintre ele sînt mobile, mobilitatea realizîndu-se printr-un mecanism caracteristic: citoplasma și mediul acvatic intră în contact direct de-a lungul unor șanțuri aflate pe fiecare valvă și se crede că fluxul de citoplasmă din șanț propulsează celula. Ambele grupe se deosebesc de *Chlamydomonas* prin prezența unui mare număr de cloroplaste.

Ca și în cazul studiilor referitoare la bacterii, nu se pot determina cu certitudine exigențele nutritive și condițiile fizice necesare pentru creșterea acestor organisme în mediul lor natural; dar putem trage anumite concluzii asupra acestor condiții pe baza comportamentului lor în laborator, unde s-a reușit cultivarea cîtorva specii de dinoflagelate și diatomee fotosintetizatoare. Din motive încă necunoscute, multe dintre ele necesită, pe lîngă lumină, dioxid de carbon și săruri minerale, și o sursă suplimentară de vitamine. Dacă aceste cerințe coincid cu cele manifestate în mediul lor natural, trebuie să presupunem că o trăsătură esențială a existenței acestor alge este coabitarea cu alte organisme. Într-adevăr, s-a observat că unele dinoflagelate ingeră alte organisme pe care le-am putea considera ca echivalentul unor „pastile de vitamine". (Trebuie să menționăm însă că nevoia de vitamine nu este generală; numeroase alte alge unicelulare, cum ar fi alga verde *Chlorella*, cresc abundent în condiții de laborator în soluții de săruri minerale, în condiții de iluminare și aerare corespunzătoare, fără adaos de vitamine).

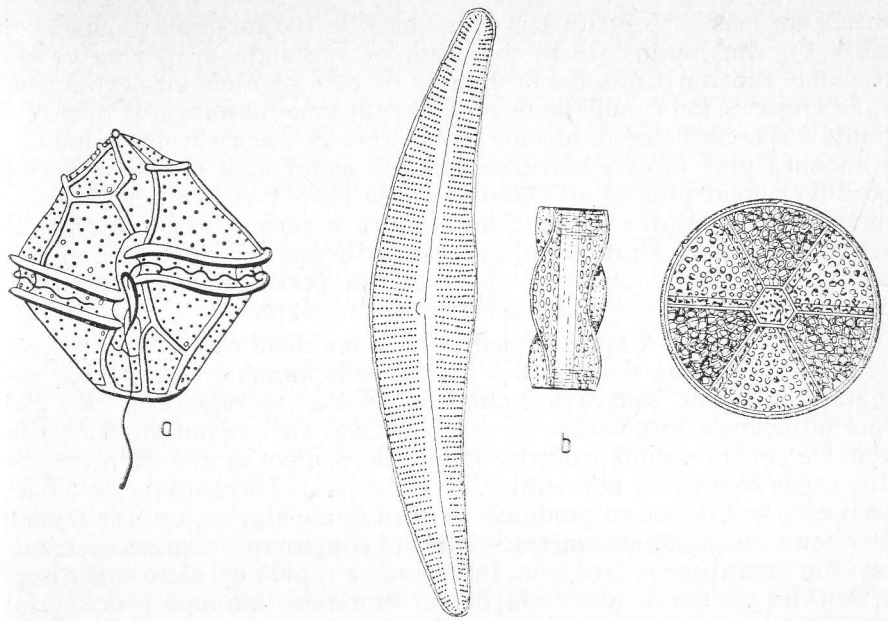


Fig. 2—11. Alge pelagice. a) Dinoflagelatul *Gonyaulax* (după R. Buchsbaum, *Animals without Backbones*, Univ. Chicago Press, 1948, p. 42). b) Diatomeele *Cymbella* (stînga) și *Isthmia*, cea din urmă prezentată din două poziții. Diametrul maxim al acestor forme este de 20—40 μm (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, McGraw-Hill, 2nd ed., 1955, p. 197—198).

Ne-am putea închipui că frecvența diatomeelor și dinoflagelatelor marine, în condițiile fizice relativ constante ale oceanului, ar fi constantă. Totuși în multe mări, populațiile acestor alge suferă fluctuații spectaculoase care pot face ca, în cîteva zile sau săptămîni, o apă limpede să devină complet tulbure, procesul invers avînd loc tot atît de repede. O examinare mai atentă a mediului lor de viață și a condițiilor necesare creșterii permite o explicație plauzibilă a acestui comportament. Lumina, apa, dioxidul de carbon și sărurile minerale, cum ar fi nitrații și fosfații, trebuie să fie simultan prezente într-o zonă anumită pentru creșterea efectivă a algelor unicelulare. Apa și dioxidul de carbon nu reprezintă o problemă, avînd o răspîndire ubicuitară, dar lumina și sărurile minerale au o distribuție mai puțin uniformă. Chiar și cele mai limpezi ape marine absorb și dispersează lumina în

suficientă măsură pentru ca la adîncimea de 100 m să mai ajungă cel mult 1% din lumina solară incidentă pe suprafața apei, ceea ce corespunde cantității minime de lumină de care plantele au nevoie pentru a crește .Cînd condițiile de creștere sînt bune, absorbția și dispersia luminii sporesc datorită algelor însele, ceea ce reduce în mare măsură adîncimea pînă la care pătrunde lumina, astfel încît creșterea devine posibilă numai pînă la adîncimi cuprinse între 1 și 3 m. Acolo unde intensitatea luminii este suficientă pentru a permite creșterea, algele epuizează în scurt timp azotul anorganic din apă, ca și fosfații și alte substanțe minerale. Astfel, după o scurtă perioadă de prosperitate, mediul devine necorespunzător creșterii ulterioare.

O algă care și-a epuizat mediul va urma două căi posibile: ea va putea fi consumată de unul din numeroasele animale care străbat suprafața oceanelor, sau va fi inclusă în „ploaia" de organisme care cad spre adîncimile întunecoase și neproductive ale oceanului. Aici, din nou, ele pot fi consumate de alte organisme, sau pot să dispară progresiv din cauza condițiilor neprielnice. La orice nivel al oceanului există bacterii care se hrănesc cu produsele de sinteză ale algelor, ceea ce repune în circuit substanțele minerale eliberate din compușii organici rezultați din organismele care mor. Încorporarea rapidă de către organisme a azotului anorganic și a fosfaților la suprafața luminată a oceanului și eliberarea lor din materiile organice la adîncime tind deci să mențină acești nutrienți esențiali la un nivel corespunzător pentru creștere, numai atunci cînd lumina este insuficientă. Astfel, o celulă de algă are șansa să se găsească întotdeauna în condiții ideale pentru creștere, *cu excepția unui singur ingredient*, care, de altfel, poate exista din abundență într-o zonă apropiată. Pentru a remedia această situație, algele din largul oceanelor necesită existența unui complex de condiții care să aducă la suprafață substanțele minerale din adîncimi. Acest lucru se poate realiza într-o oarecare măsură prin simplă difuziune, sau prin turbulența provocată de furtuni, dar în modul cel mai spectaculos prin formarea curenților de convenție, care pun în mișcare mase de apă pe verticală. Pe coastele vestice ale Americii de Sud și ale Africii, fenomenul are loc în regiunile în care vînturile ce suflă predominant dinspre coastă tind să deplaseze apa de la suprafață departe de uscat, astfel încît apa deplasată trebuie înlocuită cu mase de apă din adîncime. Pe de altă parte, apa de la suprafață se răcește în timpul iernii, devenind mai densă decît apa mai caldă din păturile de dedesubt; curenții de convenție care iau naștere din această cauză pot aduce la suprafață ape bogate în săruri minerale de la adîncimi de peste 300 m, iar aceste ape vor rămîne bogate în elemente nutritive pînă cînd algele vor crește în suficientă măsură pentru a le epuiza din nou.

Un organism fotosintetizator care trăiește într-un astfel de mediu trebuie să aibă anumite trăsături speciale pentru a putea prospera-

Una dintre acestea este capacitatea de a supraviețui unor lungi perioade de latență. Scăldată în mediul oceanic relativ constant, alga nu are nevoie de echipamente speciale pentru a rezista la deshidratare sau la temperaturi extreme, așa cum se întîmplă în cazul organismelor terestre; problema majoră cu care ea se confruntă este insuficiența hranei. Atunci cînd survin condiții bune ca cele de care beneficiază o diatomee captată accidental într-un curent ascendent, ea trebuie să fie pregătită pentru a exploata rapid mediul. Odată ajunsă la lumină, o asemenea diatomee trebuie să poată da naștere unei clone de descendenți care să exploateze din plin nitrații și fosfații accesibili din abundență înainte ca aceștia să fi fost consumați de organismele concurente.

Fenomene similare se petrec și în lacurile dulci în care în fiecare primăvară are loc o răsturnare a păturilor de apă. În oceanele tropicale însă, ca urmare a faptului că nu se produce o răcire sezonieră, amestecarea apelor prin convecție nu este la fel de spectaculoasă ca în regiunile nordice sau în cele sudice, de aceea în aceste ape rata activității fotosintetice tinde să rămînă scăzută și constantă.

Comparație între alge și bacteriile fotosintetizatoare

În lumina celor arătate în cap. 1 privitoare la natura restrictivă a adaptării, ne putem pune întrebarea dacă există vreo diferență notabilă între alge și bacteriile fotosintetizante în ceea ce privește condițiile de mediu în care ele își pot desfășura fotosinteza. În general, e greu de răspuns precis la întrebări de acest fel, dar în cazul de față există unele corelații evidente. Cu puține excepții, algele produc oxigen în fotosinteză, pe cînd bacteriile nu. Unele bacterii fotosintetizatoare chiar mor în prezența oxigenului, întocmai ca heterotrofele strict anaerobe. Bacteriile fotosintetizatoare sînt, de aceea, limitate, în general la medii anaerobe, cum sînt apele stagnante sau izvoarele sulfuroase, în timp ce algele unicelulare predomină în apele de la suprafața oceanelor sau în lacurile și rîurile cu apă dulce.

Un grup interesant de organisme fotosintetizatoare, care întrunesc unele caractere ale bacteriilor și ale algelor verzi sînt algele albastre-verzi (fig. 3-4). Citologic ele se aseamănă cu bacteriile, fiind lipsite de mitocondrii și de nuclee bine delimitate. Peretele celular și secrețiile lor extracelulare de substanțe mucoide și gelatinoase la apropie de asemenea de bacterii. Clorofila nu este localizată în cloroplaste lamelare ca la alge, dar nici în cromatofori elipsoidali mici, ca la bacteriile fotosintetizatoare. În prezent există dovezi că pigmentul este localizat în peretele celular și într-o membrană cutată care pătrunde în citoplasmă dinspre suprafața celulei. În fotosinteză ele produc oxigen ca și algele, dar, asemenea unor bacterii, multe dintre ele sînt capabile să fixeze azotul.

În aproape orice mediu umed și destul de luminos pentru a permite fotosinteza, se găsesc cîteva specii de alge albastre-verzi. Nu s-a găsit pînă în prezent explicația acestui caracter ubicuitar și nici a succesului lor în competiția cu alte organisme fotosintetizatoare.

Heterotrofia : Protozoarele

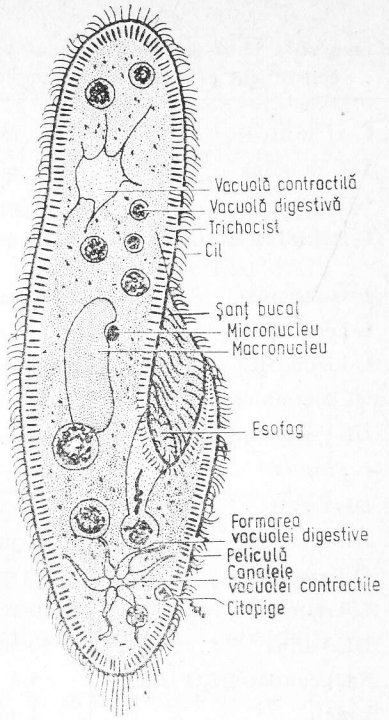
Protozoarele posedă o mare parte din trăsăturile structurale de bază ale algelor. De altfel, anumite organisme unicelulare sînt greu de plasat într-unul sau în celălalt din aceste 2 grupe. Deși acestea ilustrează fundamental două moduri de viață distincte, există cazuri intermediare care fac imposibilă trasarea unei linii clare de demarcație între ele. De exemplu, printre euglenoide, ca și printre dinoflagelate, se găsesc atît specii autotrofe (fotosintetizatoare), cît și specii heterotrofe, sau chiar specii cu ambele moduri de nutriție. Comportamental și structural ele întrunesc proprietățile tipice de plantă și de animal. Dinoflagelatele, cu carapacea lor celulozică, capabile să ingere alte organisme și, în același timp, să desfășoare fotosinteză, constituie exemple strălucite ale acestei ambiguități.

Există, totuși, numeroase protozoare pe care nici un botanist nu le-ar reclama și care pot fi considerate ca prototipuri ale unor celule amiboide, flagelate sau ciliate, întîlnite în organismele pluricelulare. De obicei, taxonomiștii subîmpart protozoarele în grupe pe baza adaptărilor lor legate de locomoție și hrănire. În această clasificare, flagelatele, după cum arată și numele, includ formele ce posedă unul sau mai mulți flageli (fig. 1-11 *a*). Ele cuprind toate protozoarele fotosintetice sau care prezintă asemănări cu algele unicelulare, dar și o diversitate de organisme heterotrofe înrudite îndeaproape cu acestea. Ciliatele posedă sute sau mii de cili, dispuși în șiruri pe suprafața celulei, și care au rol în motilitate și în hrănire (fig. 2-12). De asemenea, ele au adeseori două tipuri de nuclee: unul sau mai multe micronuclee și un macronucleu cu grad mare de poliploidie. Amibele, sau sarcodinele, constituie cel de-al treilea grup. În cel de-al patrulea sînt cuprinse sporozoarele, organisme de tip amiboid, clasificate într-un grup aparte datorită modului lor special de reproducere (p. 70).

Nutriția protozoarelor

La protozoare, heterotrofia îmbracă o formă foarte deosebită de tipul de nutriție heterotrof al bacteriilor. Dificultățile experimentale pe care le întîmpină în cultivarea protozoarelor pe medii definite din punct de vedere chimic contrastează izbitor cu ușurința cu care pot fi cultivate bacteriile. Aceste dificultăți se datoresc în mare parte complexității cerințelor nutritive ale protozoarelor.

Fig. 2—12. Schema structurii ciliatului *Paramecium* (după A.M. Elliott, *Zoology*, Appleton-Century-Crofts, 1963, p. 171).



După cum am arătat, *Escherichia coli* poate crește satisfăcător pe un mediu de cultură ce conține doar glucoză și substanțe nutritive anorganice, printre care nitrați. Aceasta se datorește faptului că bacteria este capabilă să reducă nitrații și să-i combine cu produșii metabolismului glucozei, sintetizînd cei aproximativ 20 de aminoacizi din care se compun proteinele sale. În plus, lanțul de atomi de carbon al moleculei de glucoză poate fi transformat și combinat cu azot, fosfor sau sulf, pentru a produce toți ceilalți monomeri organici (zaharuri, zaharuri aminate, nucleotide și lipide), care se întîlnesc în structura celulei bacteriene.

Protozoarele nu posedă decît o mică parte din aceste capacități de sinteză. *Tetrahymena*, unul dintre puținele ciliate ce pot fi cultivate pe mediu chimic definit, nu poate fi crescută decît în prezența a cel puțin 10 aminoacizi diferiți. Ea are o oarecare capacitate de a converti aminoacizii între ei, dar nu poate sintetiza nici unul, pornind de la elemente mai simple. Compoziția chimică a unui mediu de cultură care permite creșterea ciliatului *Tetrahymena paravorax* (tabelul 2-1) ilustrează în mod elocvent deosebirile față de nutriția bacte-

Tabelul 2 – 1

Compoziția unui mediu de cultură pentru *Tetrahymena paravorax*. Cantitatea fiecărui constituent este dată ca greutate adăugată la 100 ml mediu, în volum final

L-Arginină-HCl	20 mg	Acid nicotinic	100 μg
L-Glutamină	2 mg	D-Pantotenat (Ca)	100 μg
Glicină	20 mg	Tiamină-HCl	100 μg
L-Histidină-HCl-H_2O	25 mg	Riboflavin-5'-monofosfat (Na)	25 μh
L-Izoleucină	10 mg	Piridoxamină-2HCl	50 μg
L-Leucină	15 mg	Piridoxal-HCl	50 μg
L-Lizină-HCl	30 mg	Biotină	1 μg
DL-Metionină	10 mg	Acid DL-6-tioctic	1 μg
DL-Fenilalanină	10 mg	Acid folic	1 μg
L-Prolină	10 mg		
DL-Serină	15 mg		
DL-Treonină	10 mg	K_2HPO_4	50 mg
L-Tirozină	10 mg	$MgSO_4$-$7H_2O$	35 mg
L-Triptofan	10 mg	$CaCO_3$	2,5 mg
DL-Valină	10 mg	Acid citric-H_2O	20 mg
Na_3 guanilat-$4H_2O$ (2'&3')	5,4 mg		
Uracil	4 mg	Fe	34 μg
		Zn	30 μg
		Mn	20 μg
		Cu	4 μg
		Co	5 μg
		Mo	0,6 μg
		Glucoză	0,5 g

După G.G. Holz, J.A. Erwin și B. Wagner, Journal of Protozoology, *8*, 298 (1961).

riană. Trebuie menționat, totodată, că *Tetrahymena* este destul de reprezentativă pentru celulele animale, atît în privința complexității, cît și în privința particularităților exigențelor ei nutritive organice.

Ne-am putea întreba dacă protozoarele își găsesc sau nu în natură o hrană atît de bogată și de variată. Răspunsul este simplu: ele iau această hrană de-a gata, „preambalată", deoarece majoritatea protozoarelor se hrănesc ingerînd alte organisme. Solul, oceanele și apele dulci sînt populate cu amibe, flagelate și ciliate, care sînt prădători,

în primul rînd în raport cu organismele mai mici, din mediul înconjurător, cum sînt bacteriile și algele unicelulare.

Odată stabilit principiul relației prădător-pradă, înlănțuirile sînt nelimitate, deoarece animalul prădător poate servi, la rîndul său, ca pradă pentru alte animale. Amiba gigantă *Pelomyxa*, ca și ciliatul *Didynium* se hrănesc cu *Paramecium*, un ciliat care se hrănește în principal cu bacterii. Acest tip de relații se reia neîncetat, la diferite nivele ale regnului animal. La plante, adaptarea se referă în primul rînd la complexul de condiții fizice în care organismul poate găsi concomitent lumină, apă și elemente minerale; la animale însă, organismele care îi servesc drept pradă și prădătorii pe care un individ trebuie să-i evite se adaugă la condițiile mediului fizic, ca trăsătură majoră, determinantă a adaptării.

Adaptarea la prădătorism

Protozoarele au rezolvat problemele mecanice legate de ingerarea altor organisme în mai multe moduri. Cel mai adesea, în punctul de contact cu prada, la suprafața celulei, se formează o invaginare, care apoi se adîncește, devenind o vacuolă inclusă în citoplasmă (fig. 2-12). Deoarece în interiorul vacuolei se poate vedea cum se degradează treptat structura prăzii, se poate trage concluzia că digestia se realizează prin secreția unor enzime hidrolitice și că produșii hidrolizei sînt absorbiți apoi prin porțiunea preluată din membrana celulară care delimitează vacuola.

La amibă, invaginarea se poate produce în orice punct de pe suprafața celulei, care vine în contact cu prada; în schimb, la numeroase ciliate și flagelate, care posedă un înveliș semirigid, un punct anumit de pe suprafața celulei este diferențiat special pentru formarea de vacuole. Acest punct este în general plasat într-o depresiune numită peristom spre care curenții de apă creați prin acțiunea cililor transportă particulele alimentare. În peristom, posterior se diferențiază gura celulară sau citostomul. De la ea pornește un faringe celular sau *citofaringe*, în care bate o membrană ondulantă, la capătul lui formîndu-se vacuola digestivă (fig. 2-12). Vacuola se poate menține în citoplasmă o perioadă oarecare, apoi dispare, sau poate reveni la suprafață unde se deschide, evacuînd resturile nedigerate. La unele ciliate și acest proces are loc tot într-un punct precis localizat pe suprafața celulei, în care un por al învelișului celular funcționează ca un anus sau citoproct.

În alte cazuri, prada nu este atacată din exterior, ci din interior, așa cum se întîmplă în cazul numeroaselor protozoare parazite, care trăiesc în sînge sau în alte țesuturi, la diferite animale multicelulare.

(Plantele în genere nu sînt parazitate de protozoare, probabil datorită existenței peretelui celular și lipsei de lichide extracelulare la plante. Paraziții cei mai eficienți la plante sînt virusurile, care, avînd dimensiuni reduse, pot trece prin plasmodesme și adesea sînt inoculate în celule de către insecte, și ciupercile, care străbat peretele celular secretînd enzime hidrolitice.)

Ca și alte organisme, protozoarele libere sînt confruntate cu problema procurării hranei. Printre adaptările lor în acest sens, cea mai importantă este capacitatea de deplasare. La amibă, aceasta se realizează, ca și hrănirea, prin intermediul suprafeței celulare nediferențiate. Orice punct de pe suprafața unei amibe poate fi centru de formare a unui pseudopod, în care „se scurge" conținutul celulei și în felul acesta animalul se deplasează[8]. Ciliatele, cu suprafața celulară foarte structurată, se află la cealaltă extremă. Pe suprafața unui *Paramecium* se află peste 2 000 de cili dispuși în șiruri. Un ansamblu atît de mare de subunități trebuie să acționeze coordonat; dacă 2 000 de cili s-ar mișca la întîmplare în timp și spațiu, în ansamblu forța lor locomotoare ar fi practic nulă. Studiile microscopice au arătat că grupele de cili învecinați bat aproape sincron, că între grupele învecinate există un decalaj scurt, dar bine determinat, astfel încît, în orice moment, de-a lungul unui șir de cili se pot observa toate fazele mișcării individuale (fig. 2-13). Undele *metacrone* care iau naștere în felul acesta produc o forță suficientă pentru a propulsa organismul cu cca 1 mm/s. Direcția și forța mișcării pot fi controlate, animalul putîndu-se opri în mai puțin de o secundă, putîndu-și schimba direcția și putîndu-se orienta invers. Organismul poate folosi astfel de manevre, și le și folosește, pentru a ocoli obstacolele ce i se ivesc în cale, pentru a evita condițiile neprielnice, cum ar fi anoxia sau substanțele iritante, sau pentru a ajunge în zone bogate în pradă. Integrarea cililor este mediată probabil de un sistem de fibre care leagă între ei corpii bazali

[8] La amibe deplasarea se realizează cu ajutorul pseudopodelor. Se admite că la formarea pseudopodelor intervin modificări în starea coloidală a citoplasmei: gelul ectoplasmic se transformă în solul endoplasmic. Astfel, la acest nivel, sub presiunea curenților citoplasmici, care au o direcție postero-anterioară, se formează pseudopode. Alți autori, printre care *Allen* (1962), explică mișcarea amiboidală prin contracția lentă a macromoleculelor proteice, asemănător contracției musculare. În endoplasmă există lanțuri de proteine, care la un capăt se contractă rezultînd gelul ectoplasmic, iar la capătul posterior se destind, ectoplasma transformîndu-se în endoplasmă, rezultînd solul endoplasmic. Astfel, corpul este tras înainte. Mișcarea amiboidală este de două tipuri: 1) prin curgere sau rostogolire (tip *Limax*), cînd citoplasma curge în direcția în care s-a format pseudopodul; 2) prin pășire sau tracțiune (*Amoeba proteus*), cînd pseudopodul se fixează cu capătul liber și apoi se scurtează trăgînd animalul (*n. ed. rom.*).

ai cililor alăturați, dar mecanismul prin care se realizează această integrare nu este cunoscut[9].

Supraviețuirea pune însă și alte probleme, care nu pot fi rezolvate numai prin mobilitate. Populațiile naturale de protozoare prezintă adesea fluctuații ample, comparabile cu cele ale algelor marine unicelulare. Aceasta se explică prin instabilitatea populațiilor animalelor care constituie prada. În plus, protozoarele populează micile bălți care înghează iarna sau seacă pe timp de secetă. Ele pot supraviețui acestor condiții neprielnice, deoarece dispun de niște caractere speciale. Dar, ca și în celelalte cazuri de latență prezentate în acest capitol, nici observațiile asupra acestui fenomen, nici studiile experimentale nu au demonstrat în mod satisfăcător care este factorul determinant al acestei rezistențe, deoarece în cazul unei culturi de laborator, lipsa de hrană, deshidratarea sau înghețul omoară animalele în loc să le treacă în stare de latență. Cel mai clar exemplu este cel oferit de formele parazite. Dintre amibele care infectează mucoasa intestinală la om, *Entamoeba hystolitica*, care produce dizenteria amibiană, într-o anumită fază a ciclului evolutiv se poate înconjura cu un perete protoic (stadiu chistic) și în această formă nu se hrănește și nu se reproduce, dar rezistă la deshidratare timp îndelungat. Cînd un astfel de chist

[9] Protozoarele reacționează prin întreaga lor citoplasmă. Excitația care poate atinge corpul într-un punct oarecare se poate transmite dîrz, prin citoplasmă sau prin organite specializate la flagelate și ciliate. Așa sînt *rețeaua argentofilă*, ectoplasmică, și *aparatul neuromotor*, endoplasmic.

Aparatul neuromotor este un sistem fibrilar, constituit dintr-una sau mai multe condensări mari, numite *motorium*. De la aceste plecă fibre la baza cililor sau cirilor (ultimii rezultă din fuzionarea mai multor cili). *Taylor* (1920) a demonstrat experimental acest lucru la ciliatul *Euplotes patella*. Astfel, distrugînd motorium și tăind fibrele care-l leagă de cirii anali, a deranjat coordonarea mișcărilor acestora. Tehnica de colorare (specifică nervilor) și faptul că se opresc la baza organitelor efectoare atestă acțiunea lor neuroidă.

La Protozoare citoplasma este deci diferențiată în ectoplasmă și endoplasmă. În stratul subpelicular, deci ectoplasmic, cu structură alveolară, se găsesc granulii bazali sau kinetosomii. De la ei pornesc cilii, care străbat ectoplasma și ies la suprafață ca filamente citoplasmatice mai scurte decît corpul și foarte numeroase.

Cilii sînt dispuși în șanțuri, mai rar în coaste ale peliculei. La *Paramecium*, cîte 1—2 cili se găsesc în mijlocul unor suprafețe poligonale, delimitate de îngroșări ale acestei. Kinetosomii aceluiași șir sînt uniți printr-o fibrilă ectoplasmică striată transversal numită kinetodesmă. Ea este orientată paralel cu suprafața corpului. Rezultă o rețea fibrilară complicată cu fibrele suplimentare transversale și longitudinale. Această rețea este responsabilă de coordonarea mișcărilor metacrone ale cililor și este în legătură cu motorium din vecinătatea citofaringelui (*n. ed. rom.*).

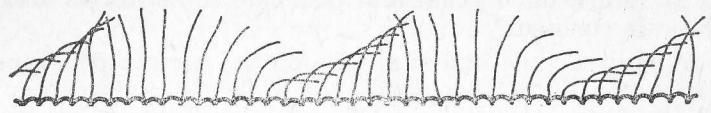


Fig. 2—13. Bătăile metacrone ale cililor la *Paramecium* (după R. Buchsbaum, *Animals without Backbones*, Univ. Chicago Press, 1948, p. 23).

este eliminat în fecalele gazdei, el poate infecta o altă gazdă cînd este ingerat accidental odată cu alimentele sau cu apa[10].

Poate și mai obișnuit este modul de transmitere al sporozoarelor care provoacă malaria și cel al tripanosomelor flagelate care provoacă boala somnului în Africa și boala lui Chagas. Acestea sînt transmise de la o gazdă la alta, ca și unele virusuri, prin intermediul unor insecte care sug sînge. Trăsăturile generale ale parazitismului, pe care le-am prezentat în legătură cu virusurile, se observă și în cazul protozoarelor, care mai prezintă și o serie de alte asemănări cu primele în privința adaptării în transmiterea de la o gazdă la alta.

O ultimă problemă legată de adaptările funcționale ale protozoarelor se pune în special în cazul formelor libere care trăiesc în ape dulci. Citoplasma organismelor de apă dulce este în mod necesar hipertonică față de mediu, ceea ce determină un permanent influx osmotic de apă. Bacteriile și celulele multor plante acvatice împiedică acest fenomen prin elasticitatea peretelui bicelular. Protozoarele, în schimb, se folosesc de anumite organite speciale pentru excreție. O trăsătură caracteristică pentru multe protozoare, ca și pentru unele alge mobile de apă dulce, cum ar fi *Chlamydomonas* (p. 57), este existența uneia sau a mai multor vacuole contractile sau pulsatile care se umplu cu apă și apoi se contractă, împingînd apa în afară printr-un por (fig. 2-12). Faptul că vacuola contractilă servește la evacuarea apei din celulă este confirmat și de observația că ea este întotdeauna mai bine reprezentată și mai activă la speciile de apă dulce decît la cele marine[11].

[10] Chiștii ajung la exterior odată cu fecalele. Înghițiți de om, odată cu apa sau cu alimentele nespălate, ei elaborează în intestin amibe tetragene (amibe cu 4 nuclee), care parcurg o kariokineză; rezultă 8 nuclee, iar în urma unei plasmotomii 8 amibule care vor da naștere celei de a doua forme: *magna*. Această formă reprezintă parazitul care se hrănește activ; prin fermenții proteolitici lizează țesuturile, în special intestinul, ficatul, plămînul și ajung în capilare unde fagocitează hematiile (de aici dizenteria amibiană) (*n. ed. rom.*).

[11] Deci, în activitatea vacuolei pulsatile se disting două faze: de umplere (diastolă) și de golire (sistolă). Cînd sînt două vacuole pulsatile (la *Paramecium*), ele funcționează alternativ (*n. ed. rom.*).

ocesele de excreție descrise sînt probabil costisitoare din punct de dere energetic, dar ele permit o existență liberă neîngrădită de pereți ulari, și păstrarea astfel a agilității caracteristice celulei animale și dispensabile modului de viață prădător.

Heterotrofia la levuri

Pentru a avea o imagine completă despre heterotrofele unicelulare, buie să menționăm și levurile, care se hrănesc pe seama fructelor, ctarului și a unor produse glucidice ale plantelor superioare. Din este surse, ele sînt capabile să absoarbă zaharurile și substanțele mirale care reprezintă cerințele minime pentru creșterea lor. Capacitea multor specii de a produce alcool etilic în condiții anaerobe a fost lorificată în producerea multor băuturi.

Levurile au exigențe nutritive simple, asemănătoare cu cele ale cteriilor și foarte diferite de ale protozoarelor. Pe baza structurii lor ulare și a modului lor de fuziune sexuală și de formare a sporilor, emănătoare cu ale ascomicetelor, cum ar fi *Neurospora*, levurile au t clasificate ca ciuperci unicelulare. În anumite condiții de mediu, ele specii de levuri formează hife multicelulare filamentoase ca și upercile obișnuite. De aceea, ele pot fi considerate drept organisme re fac trecerea de la organizarea unicelulară la cea pluricelulară espre care vom discuta în capitolul următor).

Reproducere și dezvoltare

Ca și la bacterii, o trăsătură esențială a algelor unicelulare și a otozoarelor este capacitatea lor de a se reproduce cu viteză mare i de cîte ori se ivesc condiții prielnice și de a rămîne, în caz contrar, într-o stare viabilă, dar latentă.

Și la aceste forme, reproducerea constă în esență într-o alternanță cicluri de creștere și de diviziuni celulare. Unele alge se abat însă la această regulă, prezentînd variate forme incipiente de mecanisme reproducere care ridică atîtea probleme în fața celor ce studiază antele pluricelulare. Unele forme, cum ar fi *Chlamydomonas* și *Chlococcus*, trec în anumite perioade printr-un proces de formare a zoosporilor (fig. 2-14). Protoplastul se divide, formînd 2, 4, 8 sau 16 lule care rămîn în interiorul peretelui celular inițial, fără ca între viziunile succesive să aibă loc perioade de creștere. Celulele fiice, re de cele mai multe ori sînt flagelate, rup peretele celulei mamă și cep o existență independentă. În multe cazuri, ele cresc și se reproc un timp, prin diviziuni vegetative obișnuite, după care repetă ocesul formării de zoospori; în alte cazuri, formarea zoosporilor este icul mod de reproducere.

ai cililor alăturați, dar mecanismul prin care se realizează această integrare nu este cunoscut[9].

Supraviețuirea pune însă și alte probleme, care nu pot fi rezolvate numai prin mobilitate. Populațiile naturale de protozoare prezintă adesea fluctuații ample, comparabile cu cele ale algelor marine unicelulare. Aceasta se explică prin instabilitatea populațiilor animalelor care constituie prada. În plus, protozoarele populează micile bălți care îngheață iarna sau seacă pe timp de secetă. Ele pot supraviețui acestor condiții neprielnice, deoarece dispun de niște caractere speciale. Dar, ca și în celelalte cazuri de latență prezentate în acest capitol, nici observațiile asupra acestui fenomen, nici studiile experimentale nu au demonstrat în mod satisfăcător care este factorul determinant al acestei rezistențe, deoarece în cazul unei culturi de laborator, lipsa de hrană, deshidratarea sau înghețul omoară animalele în loc să le treacă în stare de latență. Cel mai clar exemplu este cel oferit de formele parazite. Dintre amibele care infectează mucoasa intestinală la om, *Entamoeba hystolitica*, care produce dizenteria amibiană, într-o anumită fază a ciclului evolutiv se poate înconjura cu un perete proteic (stadiu orechistic) și în această formă nu se hrănește și nu se reproduce, dar rezistă la deshidratare timp îndelungat. Cînd un astfel de chist

---

[9] Protozoarele reacționează prin întreaga lor citoplasmă. Excitația care poate atinge corpul într-un punct oarecare se poate transmite difuz, prin citoplasmă sau prin organite specializate la flagelate și ciliate. Așa sînt *rețeaua argentofilă*, ectoplasmică, și *aparatul neuromotor*, endoplasmic.

Aparatul neuromotor este un sistem fibrilar, constituit dintr-una sau mai multe condensări mari, numite *motorium*. De la acestea pleacă fibre la baza cililor sau cirilor (ultimii rezultă din fuzionarea mai multor cili). *Taylor* (1920) a demonstrat experimental acest lucru la ciliatul *Euplotes patella*. Astfel, distrugînd motorium și tăind fibrele care-l leagă de cirii anali, a deranjat coordonarea mișcărilor acestora. Tehnica de colorare (specifică nervilor) și faptul că se opresc la baza organitelor efectoare atestă acțiunea lor neuroidă.

La Protozoare citoplasma este deci diferențiată în ectoplasmă și endoplasmă. În stratul subpelicular, deci ectoplasmic, cu structură alveolară, se găsesc granulii bazali sau kinetosomii. De la ei pornesc cilii, care străbat ectoplasma și ies la suprafață ca filamente citoplasmatice mai scurte decît corpul și foarte numeroase.

Cilii sînt dispuși în șanțuri, mai rar în coaste ale peliculei. La *Paramecium*, cîte 1—2 cili se găsesc în mijlocul unor suprafețe poligonale, delimitate de îngroșări ale acesteia. Kinetosomii aceluiași șir sînt uniți printr-o fibrilă ectoplasmică striată transversal numită kinetodesmă. Ea este orientată paralel cu suprafața corpului. Rezultă o rețea fibrilară complicată cu fibrele suplimentare transversale și longitudinale. Această rețea este responsabilă de coordonarea mișcărilor metacrone ale cililor și este în legătură cu motorium din vecinătatea citofaringelui (*n. ed. rom.*).

Procesele de excreție descrise sînt probabil costisitoare din punct de vedere energetic, dar ele permit o existență liberă neîngrădită de pereți celulari, și păstrarea astfel a agilității caracteristice celulei animale și indispensabile modului de viață prădător.

Heterotrofia la levuri

Pentru a avea o imagine completă despre heterotrofele unicelulare, trebuie să menționăm și levurile, care se hrănesc pe seama fructelor, nectarului și a unor produse glucidice ale plantelor superioare. Din aceste surse, ele sînt capabile să absoarbă zaharurile și substanțele minerale care reprezintă cerințele minime pentru creșterea lor. Capacitatea multor specii de a produce alcool etilic în condiții anaerobe a fost valorificată în producerea multor băuturi.

Levurile au exigențe nutritive simple, asemănătoare cu cele ale bacteriilor și foarte diferite de ale protozoarelor. Pe baza structurii lor celulare și a modului lor de fuziune sexuală și de formare a sporilor, asemănătoare cu ale ascomicetelor, cum ar fi *Neurospora*, levurile au fost clasificate ca ciuperci unicelulare. În anumite condiții de mediu, unele specii de levuri formează hife multicelulare filamentoase ca și ciupercile obișnuite. De aceea, ele pot fi considerate drept organisme care fac trecerea de la organizarea unicelulară la cea pluricelulară (despre care vom discuta în capitolul următor).

Reproducere și dezvoltare

Ca și la bacterii, o trăsătură esențială a algelor unicelulare și a protozoarelor este capacitatea lor de a se reproduce cu viteză mare ori de cîte ori se ivesc condiții prielnice și de a rămîne, în caz contrar, într-o stare viabilă, dar latentă.

Și la aceste forme, reproducerea constă în esență într-o alternanță de cicluri de creștere și de diviziuni celulare. Unele alge se abat însă de la această regulă, prezentînd variate forme incipiente de mecanisme de reproducere care ridică atîtea probleme în fața celor ce studiază plantele pluricelulare. Unele forme, cum ar fi *Chlamydomonas* și *Chlorococcus*, trec în anumite perioade printr-un proces de formare a zoosporilor (fig. 2-14). Protoplastul se divide, formînd 2, 4, 8 sau 16 celule care rămîn în interiorul peretelui celular inițial, fără ca între diviziunile succesive să aibă loc perioade de creștere. Celulele fiice, care de cele mai multe ori sînt flagelate, rup peretele celulei mamă și încep o existență independentă. În multe cazuri, ele cresc și se reproduc un timp, prin diviziuni vegetative obișnuite, după care repetă procesul formării de zoospori; în alte cazuri, formarea zoosporilor este unicul mod de reproducere.

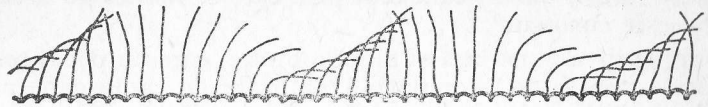


Fig. 2—13. Bătăile metacrone ale cililor la *Paramecium* (după R. Buchsbaum, *Animals without Backbones*, Univ. Chicago Press, 1948, p. 23).

este eliminat în fecalele gazdei, el poate infecta o altă gazdă cînd este ingerat accidental odată cu alimentele sau cu apa[10].

Poate și mai obișnuit este modul de transmitere al sporozoarelor care provoacă malaria și cel al tripanosomelor flagelate care provoacă boala somnului în Africa și boala lui Chagas. Acestea sînt transmise de la o gazdă la alta, ca și unele virusuri, prin intermediul unor insecte care sug sînge. Trăsăturile generale ale parazitismului, pe care le-am prezentat în legătură cu virusurile, se observă și în cazul protozoarelor, care mai prezintă și o serie de alte asemănări cu primele în privința adaptării în transmiterea de la o gazdă la alta.

O ultimă problemă legată de adaptările funcționale ale protozoarelor se pune în special în cazul formelor libere care trăiesc în ape dulci. Citoplasma organismelor de apă dulce este în mod necesar hipertonică față de mediu, ceea ce determină un permanent influx osmotic de apă. Bacteriile și celulele multor plante acvatice împiedică acest fenomen prin elasticitatea peretelui bicelular. Protozoarele, în schimb, se folosesc de anumite organite speciale pentru excreție. O trăsătură caracteristică pentru multe protozoare, ca și pentru unele alge mobile de apă dulce, cum ar fi *Chlamydomonas* (p. 57), este existența uneia sau a mai multor vacuole contractile sau pulsatile care se umplu cu apă și apoi se contractă, împingînd apa în afară printr-un por (fig. 2-12). Faptul că vacuola contractilă servește la evacuarea apei din celulă este confirmat și de observația că ea este întotdeauna mai bine reprezentată și mai activă la speciile de apă dulce decît la cele marine[11].

[10] Chiștii ajung la exterior odată cu fecalele. Înghițiți de om, odată cu apa sau cu alimentele nespălate, ei elaborează în intestin amibe tetragene (amibe cu 4 nuclee), care parcurg o kariokineză; rezultă 8 nuclee, iar în urma unei plasmotomii 8 amibule care vor da naștere celei de a doua forme: *magna*. Această formă reprezintă parazitul care se hrănește activ; prin fermenții proteolitici lizează țesuturile, în special intestinul, ficatul, plămînul și ajung în capilare unde fagocitează hematiile (de aici dizenteria amibiană) (*n. ed. rom.*).

[11] Deci, în activitatea vacuolei pulsatile se disting două faze: de umplere (diastolă) și de golire (sistolă). Cînd sînt două vacuole pulsatile (la *Paramecium*), ele funcționează alternativ (*n. ed. rom.*).

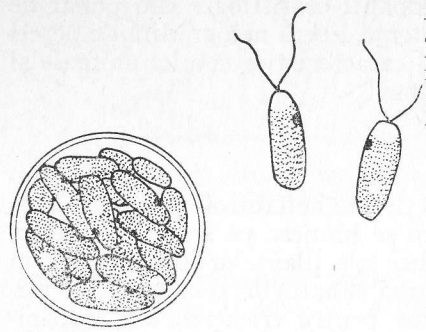


Fig. 2—14. Formarea zoosporilor la *Chlorococcum*. În stînga se observă sporii produși prin diviziunile repetate ale unei celule vegetative; în dreapta, sporii puși în libertate (după G. M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, McGraw-Hill, 2 nd ed., 1955, p.90)

Dintre protozoare, sporozoarele prezintă un proces oarecum similar. La *Plasmodium vivax*, după o perioadă de creștere într-un eritrocit uman, nucleul se poate divide succesiv de mai multe ori, dînd naștere la cca 40 de celule, care rup peretele eritrocitului și invadează alte celule. Acest mod de reproducere este o trăsătură distinctivă, care deosebește sporozoarele de celelalte protozoare[12].

Oricare ar fi modul de reproducere, una dintre cele mai importante probleme pe care trebuie să le rezolve plantele și animalele unicelulare este problema diferențierii în momentul diviziunii celulare. Talia mai mare a acestor organisme și diferențierea mai avansată a unor organite celulare speciale, cum sînt teaca silicioasă, citostomul, citofaringele, citoproctul, cilii, fac ca procesul reproducerii să fie mult mai complicat decît la bacterii. Pe măsura creșterii complexității, se ridică o serie de probleme legate de controlul și geneza structurii, probleme care, deși nu sînt limitate exclusiv la acest nivel de organizare, se pun mult mai stringent decît la microorganismele mai mici și prefigurează efectiv unele aspecte primordiale din studiul formelor pluricelulare. Discutarea acestor probleme și-ar găsi locul potrivit în capitolul 5, dar faptul că structura și aspectele adaptative ale organismelor unicelulare ne sînt încă proaspete în minte face utilă tratarea lor în contextul de față. Problema este în parte legată de mecanica procesului de diviziune; pentru a lua un exemplu extrem, să ne gîndim cum se poate împărți în două o celulă închisă într-un înveliș silicios, cum este o diatomee. Dar, în parte, problema este legată și de păstrarea specificității. Pentru fiecare structură existentă în celulă înainte de diviziune, trebuie să existe în final cîte una pentru fiecare celulă fiică.

[12] La sporozoare ciclul evolutiv cuprinde trei faze: 1) *schizogonia* (cu formarea de schizozoiți sau merozoiți); 2) *gamogonia* (care duce la formarea gameților); 3) *sporogonia* se termină cu formarea sporilor sau a sporozoiților. În cazul speciei *Plasmodium vivax*, schizogonia și începutul gamogoniei (formarea celulelor mame ale gameților) au loc la om (gazda definitivă); sfîrșitul gamogoniei (formarea gameților) și sporogonia, la femela de *Anopheles* (gazdă intermediară) (*n. ed. rom.*).

Din punctul de vedere al replicării și al mecanismului distribuirii la celulele fiice, organitele cel mai bine studiate sînt, fără îndoială, cromozomii. Mai există și o serie de organite citoplasmatice asupra cărora informațiile existente sînt mai puțin concludente. În contextul de față aceste organite pot fi împărțite în două categorii. Într-una din ele se includ unele structuri, cum sînt mitocondriile, cloroplastele și corpii bazali ai cililor, toate fiind structuri potențial autoreproductibile. Din cea de-a doua categorie fac parte tecile silicioase ale diatomeelor, organitele celulare cu rol în nutriție de la numeroase ciliofore, ca și alte structuri care nu sînt autoreproductibile, ci iau naștere în timpul diviziunii celulare într-un anumit punct din citoplasmă, la oarecare distanță de corespondentul lor preexistent din celula parentală.

La algele care posedă un singur cloroplast, reproducerea este însoțită de clivarea cloroplastului și donarea cîte unei jumătăți din acesta fiecărei celule fiice. În continuare, cloroplastul își mărește dimensiunile în timpul fazei de creștere a ciclului de reproducere, recăpătînd treptat forma sa caracteristică. La organismele care posedă numeroase cloroplaste, diviziunea celulară are loc în așa fel încît cloroplastele sînt repartizate egal la cele două celule fiice; pînă la următoarea diviziune celulară, numărul cloroplastelor se dublează, datorită creșterii și diviziunii cloroplastelor preexistente. Mitocondriile sînt distribuite într-un mod asemănător în mitoză, dar modul în care iau naștere mitocondriile noi în timpul fazei de creștere consecutive diviziunii — fie prin creșterea și diviziunea mitocondriilor preexistente, fie prin formarea lor din alte structuri ale celulei — nu a fost încă elucidat. În toate aceste cazuri reiese că organitele citoplasmatice sînt implicate într-un mod sau în altul în propria lor reproducere, dar nu se poate preciza dacă rolul lor este de a dirija calitatea sintezei noilor organite, așa cum se întîmplă în cazul cromozomilor, sau dacă funcționează preponderent ca centre în care produsele de sinteză sînt condensate și organizate în structuri microscopice. Prima posibilitate pare a fi din ce în ce mai mult susținută de faptul că în structurile autoreproductibile se găsește ADN.

Spre deosebire de aceste situații, în unele cazuri organitele noi iau naștere independent de omologii lor preexistenți. La diatomee, la care peretele celular este format din două plăci separate (valve), alcătuite din dioxid de siliciu, fiecare celulă fiică primește cîte una din cele două valve în momentul diviziunii celulare, iar cea de-a doua trebuie formată *de novo*, pe cealaltă parte a celulei fiică (fig. 2-15). Formarea unei noi valve nu constă pur și simplu în depunerea unui strat de dioxid de siliciu, deoarece fiecare valvă prezintă o ornamentație complicată, alcătuită după un model, de șanțuri sau depresiuni atît de precis aranjate încît reprezintă caractere de clasificare pentru

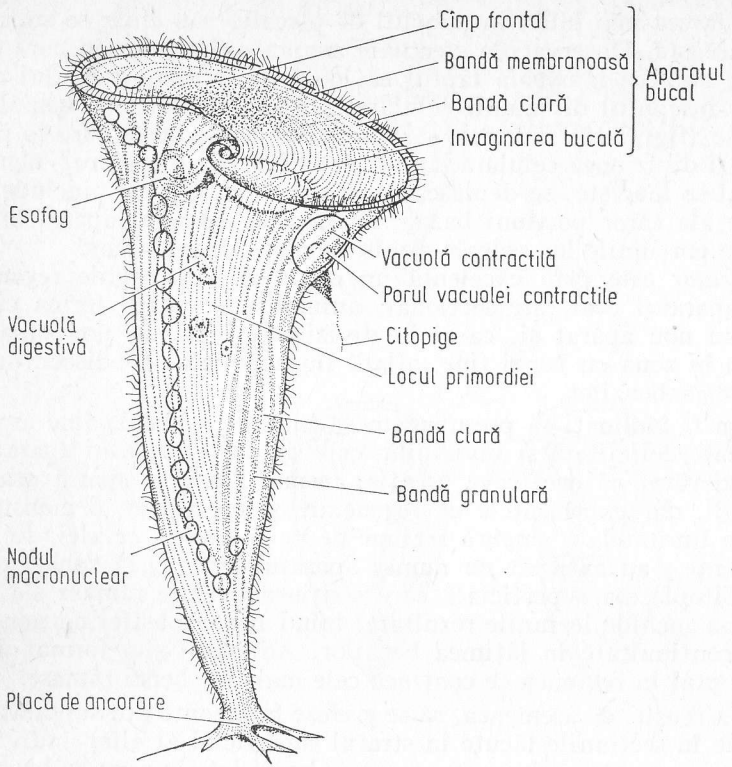


Fig. 2—16. Schema structurii ciliatului *Stentor* (după V. Tartar, *Biology of Stentor*, Pergamon, 1961, p. 8).

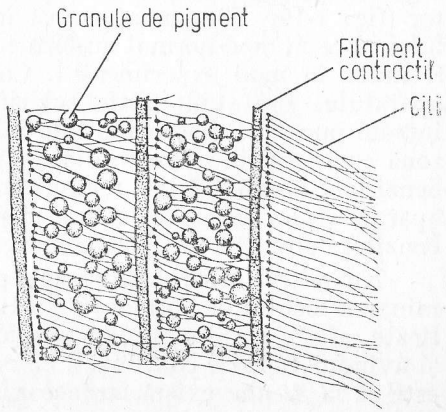


Fig. 2—17. Imagine mărită a granulelor de pigment ce formează benzile granulare din fig. 2—16 și a șirurilor de cili (după L.H. Hyman, *The Invertebrates, Protozoa through Ctenophora*, McGraw-Hill, 1940, p. 166.

Din punctul de vedere al replicării și al mecanismului distribuirii la celulele fiice, organitele cel mai bine studiate sînt, fără îndoială, cromozomii. Mai există și o serie de organite citoplasmatice asupra cărora informațiile existente sînt mai puțin concludente. În contextul de față aceste organite pot fi împărțite în două categorii. Într-una din ele se includ unele structuri, cum sînt mitocondriile, cloroplastele și corpii bazali ai cililor, toate fiind structuri potențial autoreproductibile. Din cea de-a doua categorie fac parte tecile silicioase ale diatomeelor, organitele celulare cu rol în nutriție de la numeroase ciliofore, ca și alte structuri care nu sînt autoreproductibile, ci iau naștere în timpul diviziunii celulare într-un anumit punct din citoplasmă, la oarecare distanță de corespondentul lor preexistent din celula parentală.

La algele care posedă un singur cloroplast, reproducerea este însoțită de clivarea cloroplastului și donarea cîte unei jumătăți din acesta fiecărei celule fiice. În continuare, cloroplastul își mărește dimensiunile în timpul fazei de creștere a ciclului de reproducere, recăpătînd treptat forma sa caracteristică. La organismele care posedă numeroase cloroplaste, diviziunea celulară are loc în așa fel încît cloroplastele sînt repartizate egal la cele două celule fiice; pînă la următoarea diviziune celulară, numărul cloroplastelor se dublează, datorită creșterii și diviziunii cloroplastelor preexistente. Mitocondriile sînt distribuite într-un mod asemănător în mitoză, dar modul în care iau naștere mitocondriile noi în timpul fazei de creștere consecutive diviziunii — fie prin creșterea și diviziunea mitocondriilor preexistente, fie prin formarea lor din alte structuri ale celulei — nu a fost încă elucidat. În toate aceste cazuri reiese că organitele citoplasmatice sînt implicate într-un mod sau în altul în propria lor reproducere, dar nu se poate preciza dacă rolul lor este de a dirija calitatea sintezei noilor organite, așa cum se întîmplă în cazul cromozomilor, sau dacă funcționează preponderent ca centre în care produsele de sinteză sînt condensate și organizate în structuri microscopice. Prima posibilitate pare a fi din ce în ce mai mult susținută de faptul că în structurile autoreproductibile se găsește ADN.

Spre deosebire de aceste situații, în unele cazuri organitele noi iau naștere independent de omologii lor preexistenți. La diatomee, la care peretele celular este format din două plăci separate (valve), alcătuite din dioxid de siliciu, fiecare celulă fiică primește cîte una din cele două valve în momentul diviziunii celulare, iar cea de-a doua trebuie formată *de novo*, pe cealaltă parte a celulei fiică (fig. 2-15). Formarea unei noi valve nu constă pur și simplu în depunerea unui strat de dioxid de siliciu, deoarece fiecare valvă prezintă o ornamentație complicată, alcătuită după un model, de șanțuri sau depresiuni atît de precis aranjate încît reprezintă caractere de clasificare pentru

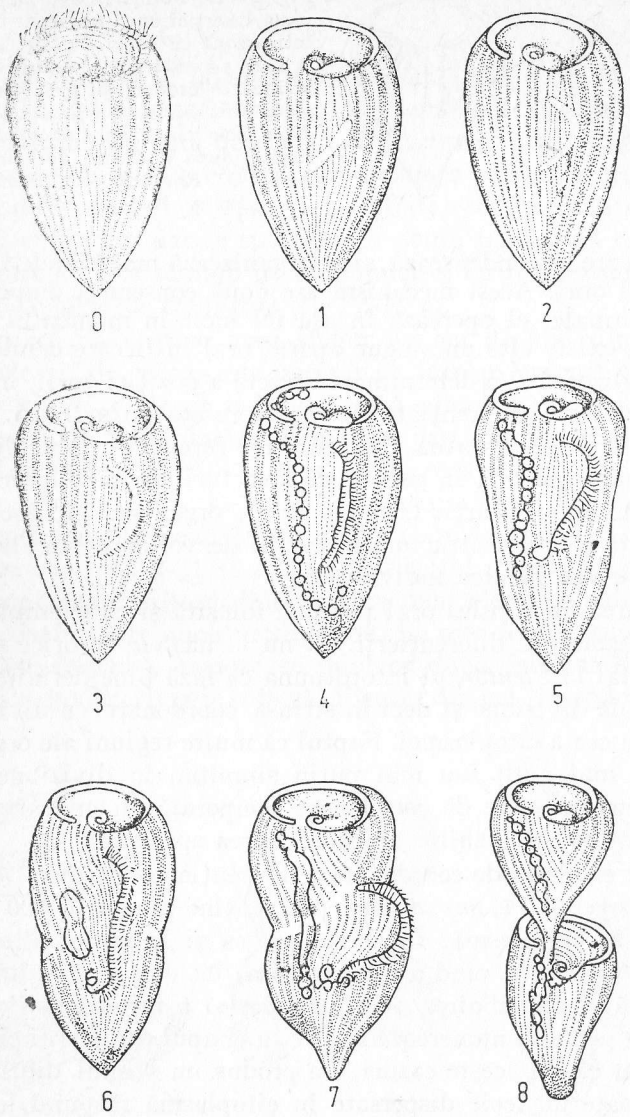


Fig. 2—18. Stadiile diviziunii celulare la *Stentor*; se observă originea aparatului bucal; detaliile structurii aparatului bucal au fost omise din figurile corespunzătoare stadiilor 1—8, iar macronucleul, din figurile stadiilor 0—3 (după V. Tartar, *Biology of Stentor*, p. 68).

cu banda cea mai lată din punctul de plecare, sau chiar se suprapune peste aceasta. Observațiile efectuate asupra animalelor în curs de diviziune au scos la iveală faptul că locul de formare a noului aparat oral la începutul diviziunii celulare este zona ce conține benzile cele mai fine (fig. 2-18). Formarea și creșterea sa se desfășoară în paralel cu însăși diviziunea celulară. În ultimele faze ale diviziunii, noul aparat oral se mărește, se deplasează spre bază și, treptat, include toate benzile ale căror porțiuni bazale se asociază cu noul aparat oral, în timp ce porțiunile lor apicale rămîn asociate cu cel vechi.

Stentor este prin excelență un organism capabil de regenerare. Dacă aparatul oral este secționat, animalul își poate forma cu ușurință un nou aparat și, ca și în diviziunea celulară, noul aparat ia naștere în zona cu benzi fine, aflată lîngă punctul de discontinuitate în lățimea benzilor.

Am fi înclinați să presupunem că în zona cu benzi fine ar exista o entitate delimitată și invizibilă, care dă naștere noului aparat oral. Este adevărat că acel ceva esențial formării noului aparat oral este invizibil, dar experiențele de regenerare și grefare au demonstrat că nu este limitat la o singură regiune de pe suprafața celulei. În aceste experiențe s-au extirpat nu numai aparatul oral, ci și zona cu benzi fine. Citoplasma superficială care conținea benzile rămase s-a extins pentru a închide leziunile rezultate, luînd naștere astfel un nou punct de discontinuitate în lățimea benzilor. Animalul și-a format un nou aparat oral în regiunea ce conținea cele mai fine benzi rămase.

S-a reușit, de asemenea, să se grefeze fragmente din suprafața unor animale în secțiunile făcute în stratul superficial al altor indivizi. De exemplu, se poate grefa un fragment cu benzi late în zona cu benzi fine. Dacă unui astfel de animal i se îndepărtează aparatul oral, se vor regenera nu unul, ci trei aparate orale noi, cîte unul de fiecare parte a grefei, pe lîngă cel format în mod normal de către animalul primitor (fig. 2-19). Concluzia este că în multe regiuni de pe suprafața celulei, care în mod normal nu formează aparate orale, acest proces poate fi indus în mod experimental. Condițiile răspunzătoare de formarea aparatului oral sînt astfel clarificate: el se formează întotdeauna într-un punct de discontinuitate în lățimea benzilor, mai exact, într-o zonă cu benzi fine direct adiacentă unei benzi late. Astfel, o grefă cu benzi late inserată într-o regiune cu benzi fine a indus formarea a două aparate orale, deoarece au luat naștere două discontinuități în lățimea benzilor, cîte una la fiecare margine a grefei.

Nu putem afirma că benzile pigmentate ar fi implicate în determinarea locului de formare a gurii și nici alte entități, încă neidentificate, aflate în citoplasma superficială, asociate cu benzile pigmentate și avînd o variație continuă a culorii. Ceea ce putem afirma în prezent este că la *Stentor* există un mecanism bine definit pentru determinarea

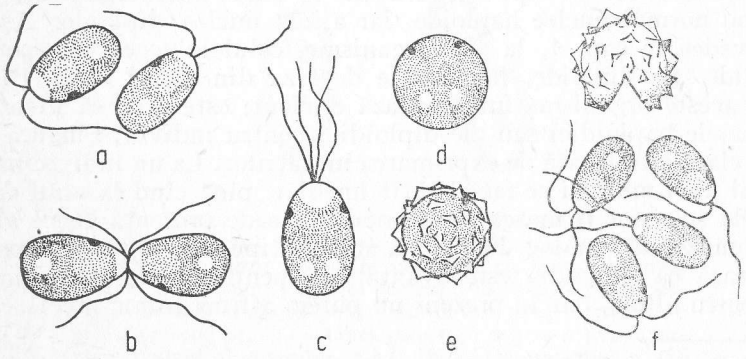


Fig. 2—20. Fuziunea sexuală la *Chlamydomonas*. Fuziunea nucleară are loc în stadiul de zigot în repaus (*e*). Meioza are loc înainte de germinare (*f*) (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. 1, McGraw-Hill, lst ed., 1939, p. 31).

Sexualitatea

Fuziunea sexuală se întîlnește la majoritatea organismelor unicelulare, deși la unele forme, printre care numeroase amibe și dinoflagelate, nu a fost niciodată observată. În cadrul multor cicluri vitale, fuziunea nucleară este precedată de fuziunea celulară (fig. 2-20 și 2-21); în cadrul altora, în special la ciliate, celulele individuale își păstrează identitatea, dar se stabilește o punte temporară de citoplasmă, prin care se face schimb de micronuclee, cu rol sexual, fenomen care poartă numele de *conjugare* (fig. 2-22 *e*).

Fecundarea dă naștere unui singur nucleu diploid din două nuclee haploide și, de aceea, este necesar ca într-un anumit moment pe parcursul ciclului vital al individului să aibă loc procesul meiozei, care realizează starea haploidă a gameților destinați generațiilor următoare. Există unele diferențe interesante în ceea ce privește momentul în care se produce meioza. La ciliate și la majoritatea diatomeelor care prezintă fenomenul de sexualitate, meioza are loc imediat înainte de fuziunea sexuală (fig. 2-21 și 2-22 *a-c*). Zigotul produs prin fecundare suferă în continuare mitoze dînd naștere unei clone de celule vegetative, care conțin toate nucleele diploide. La alte forme, cum este alga verde *Chlamydomonas*, meioza se produce după fecundare și înainte de reluarea reproducerii prin mitoză. Fiecare din cei 4 produși haploizi

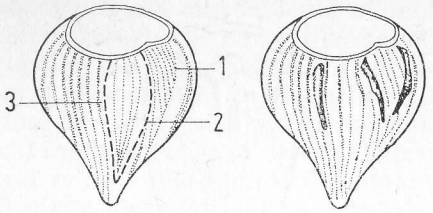


Fig. 2—19. Formarea aparatelor bucale în urma inserției unui fragment cu benzi late într-o zonă cu benzi înguste, la un animal la care s-a extirpat aparatul bucal. Regenerarea se produce în trei locuri: în locul primordiei normale a gazdei (1) și în cele două zone cu benzi fine adiacente grefei (2 și 3) (după V. Tartar, *14th Growth Symposium*, D. Rudnick ed., Princeton Univ. Press, 1956, p. 78).

locului în care se condensează și se organizează materialele încorporate în aparatul oral. Acest mecanism are două consecințe importante. În condiții normale, el operează în așa fel încît în momentul diviziunii celulare să existe cîte un singur aparat oral în fiecare celulă fiică. În plus, el realizează și o determinare corectă a poziției gurii, în raport cu celelalte porțiuni diferențiate de pe suprafața animalului. Problema locului în care se va forma aparatul oral reprezintă unul din cazurile de coordonare spațială în geneza de structuri, pe care le vom analiza pe parcursul acestei cărți. La majoritatea organismelor, așezarea spațială corectă a noilor structuri în cursul dezvoltării este absolut esențială pentru viabilitatea individului.

Formarea aparatului oral poate fi folosită și ca exemplu de coordonare temporală a diferențierii. El nu ia naștere în orice moment al ciclului vital la *Stentor*, ci întotdeauna ca fază bine definită în cursul procesului de diviziune și deci în strînsă coordonare cu diviziunea nucleară și cu cea a citoplasmei. Faptul că multe regiuni ale organismului acționează mai mult sau mai puțin simultan în diviziunea celulară arată că mecanismele de coordonare temporală au un caracter difuz, ceea ce contrastează izbitor cu coordonarea spațială.

Un alt exemplu de coordonare a diferențierii este oferit de amibele gigante din genul *Pelomyxa*, care pot conține pînă la 1 000 de nuclee dispersate în citoplasmă. În acest caz, ca și la multe alte tipuri de celule multinucleate, cînd are loc mitoza, ea începe simultan în toate nucleele (ca și distribuirea cloroplastelor și a mitocondriilor), fiecare celulă fiică primind numeroase nuclee în timpul diviziunii citoplasmei. Se vede clar că, în aceste cazuri, s-a produs un stimul difuz spațial — deoarece toate nucleele dispersate în citoplasmă răspund la el — dar bine definit temporal, deoarece toate nucleele își încep mitoza simultan. Mecanismele de control spațial și temporal sînt condiții *sine qua non* pentru dezvoltarea organismelor cu grad înalt de diferențiere și, de aceea, o mare parte a cap. 5 le va fi dedicată.

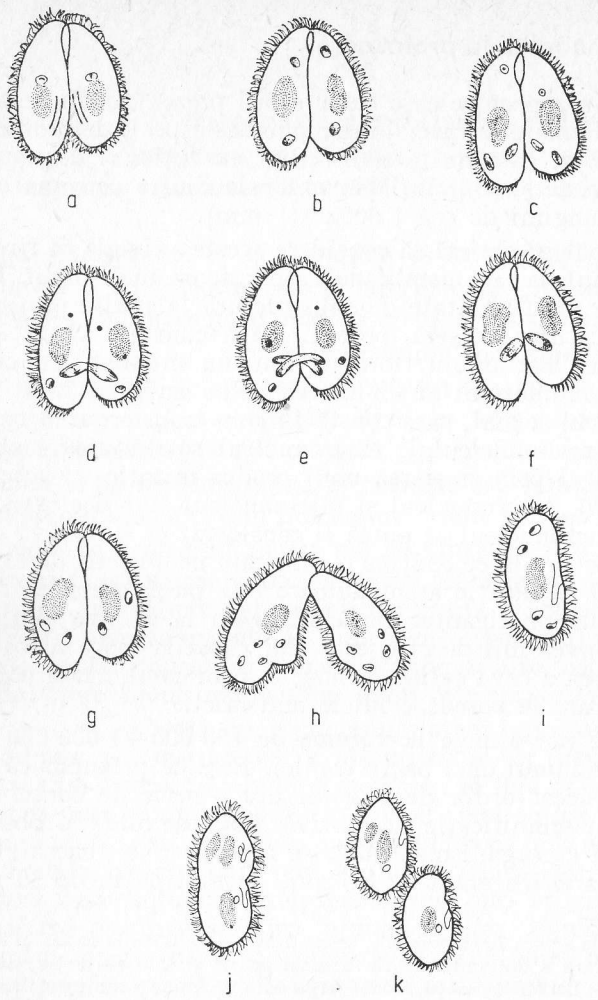


Fig. 2—22. Conjugarea și fecundația la *Paramecium*. *a*) Pereche la începutul conjugării. *b,c*) Meioza micronucleului și degenerarea tuturor produșilor meiotici, cu excepția unuia singur. *d*) Începutul mitozei nucleului haploid rămas și formarea a două nuclee gametice, dintre care unul migrează în celula pereche (*e*). *f*) Fuziunea gameților pentru a forma nucleul diploid al zigotului. *g,h,i*) Diviziunea mitotică a nucleului zigotului și încheierea conjugării. *j,k*) Doi din produșii mitotici formează macronuclee, iar macronucleul vechi se dezintegrează. După prima diviziune celulară (*k*), fiecare celulă fiică prezintă un macronucleu și un micronucleu, proveniți ambii pe cale mitotică din nucleul diploid al zigotului din (*f*). (după R. Wichterman, *The Biology of Paramecium*, Blackiston, 1953, p. 280, 281).

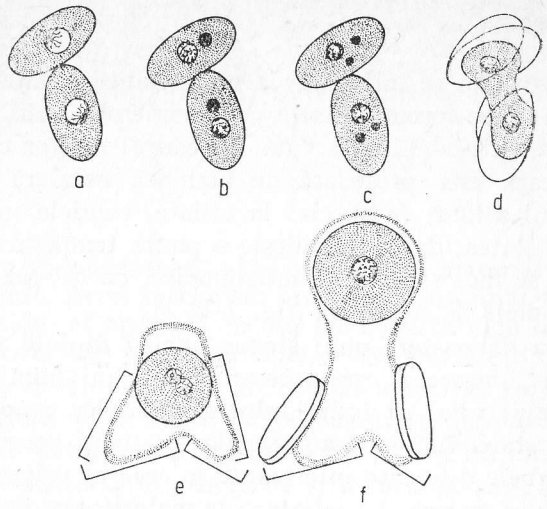


Fig. 2—21. Fuziunea celulară și fecundația la diatomea *Cocconeis*. Contactul celular este urmat de meioză, iar toate nucleele haploide, cu excepția unuia singur în fiecare celulă, se dezintegrează (*a—d*). Celulele își părăsesc valvele (*d, e*) și apoi se produce fuziunea nucleară (*f*) (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. 1, McGraw-Hill, 2nd ed., p. 206).

ai meiozei poate produce în continuare o clonă de celule vegetative haploide (fig. 2-20, *f*)[13].

Așadar, este un fapt bine stabilit că unele microorganisme posedă în mod normal nuclee haploide, iar altele nuclee diploide. Așa cum vom vedea în cap. 4, la alte organisme, celulele vegetative pot fi fie haploide, fie diploide, în funcție de faza din ciclul vital. Deoarece toate aceste organisme funcționează eficient, este greu să identificăm avantajele haploidiei sau ale diploidiei pentru individ. Singura consecință clară este legată de exprimarea mutațiilor. La un individ haploid, efectul unei mutații se face simțit imediat, pînă cînd la unul diploid, efectele sale pot fi mascate sau modificate de prezența genei alele de pe cromozomul omolog. Faptul că ambele tipuri de organisme prosperă sugerează că diploidia este avantajoasă pentru unele organisme, dar nu pentru altele, dar în prezent nu putem afirma nimic precis.

[13] Deci, faza haploidă, condiție obligatorie pentru gameți, se realizează prin meioză, care după momentul în care are loc este: 1) *terminală* sau *gametică*, atunci cînd are loc la formarea gameților; faza haploidă este scurtă și redusă la gameți (ex. micronucleul ciliatelor); 2) *inițială* sau *zigotică*, atunci cînd se petrece imediat după formarea oului de fecundare sau sincarion sau zigot; toți urmașii zigotului sînt haploizi; faza diploidă este scurtă și redusă la zigot (ex. fitomonadine) (*n. ed. rom.*).

Problema taliei la protozoare

Un ultim aspect pe care trebuie să-l prezentăm în acest capitol se referă la talia mare la care ajung numeroase specii de protozoare. *Paramecium aurelia,* care nu este un ciliat excepțional de mare, măsoară 100μ în lungime și 30μ în lățime. Unele dintre cele mai mari amibe pot atinge lungimi de cca 1 000μ (1 mm).

Mulți zoologi preferă să considere aceste animale ca fiind alcătuite din multe celule la care membranele separatoare au dispărut. Într-adevăr, se observă o multiplicitate de substructură la multe protozoare mari, ceea ce ar justifica această ipoteză. După cum am văzut, ciliatele au un aparat nuclear dublu, format dintr-un micronucleu cu garnitură diploidă de cromozomi și un macronucleu cu grad înalt de ploidie. După schimbul sexual, care constă într-un transfer reciproc de produși meiotici ai micronucleului, macronucleul se dezintegrează și se formează un altul prin creșterea unui produs mitotic al micronucleului (fig. 2-22 *f-k*). Macronucleul și micronucleul sînt deci genetic echivalente, iar macronucleul ar putea fi considerat ca o rezervă de material genetic într-o celulă ce conține o cantitate neobișnuit de mare de citoplasmă [14]. O explicație asemănătoare s-ar putea da și stării multinucleate a amibelor gigante. Dacă adăugăm la acestea și faptul că un ciliat poate avea mii de cili, este clar că talia mare a fost atinsă nu prin adăugarea a ceva calitativ nou, ci prin combinarea unor elemente de bază pe care le posedă celulele mai mici.

Ciliatele pot ajunge la volume de 100 000—1 000 000 de ori mai mari decît volumul unei bacterii mici. Este de presupus că o diferență de talie de acest ordin de mărime are o serie de consecințe, multe dintre ele cu semnificație adaptativă. Este, de pildă, o observație empirică faptul că organismele mici se reproduc, în general, mai repede decît cele mari. Un gram de *E. coli,* în mai puțin de 30 min, va da

[14] Legat de starea heterocariotă, sexualitatea la ciliate ia aspectul de conjugare: alipirea temporară a doi indivizi din aceeași specie și schimb de substanță nucleară între parteneri. La *Paramecium,* conjugarea este izogamă, conjuganții fiind identici și fenomenele bilaterale. Conjugarea izogamă se petrece astfel: indivizii devin lipicioși, se unesc prin peristoamele lor, la acest nivel formîndu-se o punte citoplasmatică. Micronucleul suferă 2 diviziuni pregamice succesive, a doua, reducțională, conducînd la formarea a 4 nuclee. În acest timp, macronucleul se dezagregă treptat. Din cele 4 micronuclee, 3 se resorb, cel rămas suferă o diviziune ecuațională, rezultînd 2 nuclee haploide: pronucleul migrator (mascul) și pronucleul staționar (femel). Pronucleul migrator din fiecare conjugant trece prin puntea citoplasmatică în celălalt, fuzionează cu pronucleul staționar al acestuia, rezultînd zigotul sau sincarionul diploid. Puntea citoplasmatică se rupe, partenerii se separă și în fiecare exconjugant zigotul suferă 3 diviziuni ecuaționale postgamice succesive: rezultă 8 nuclee, din care 4 mari — placente de macronuclee și 4 micronuclee mici. Deci, după schimbul sexual, care presupune un transfer reciproc de produși meiotici ai micronucleului, macronucleul se formează prin creșterea unui produs mitotic al micronucleului (*n. ed. rom.*).

Rezumat

Din această trecere în revistă a biologiei microorganismelor, se poate observa că atît organismele unicelulare, cît și cele subcelulare, sînt reprezentate de o gamă largă de structuri. Spectrul de dimensiuni, de la agregatul molecular, relativ simplu, care constituie o particulă virală infecțioasă, pînă la cele mai mari ciliate și amibe, este enorm. Ar fi nevoie de cca 10^{12} bacterii din cele mai mici, de exemplu, pentru a realiza un volum egal cu cel al amibei celei mai mari și un număr aproximativ egal de amibe mari pentru a atinge volumul unui conifer mare. La fel de diverse sînt și sistemele adoptate de aceste organisme pentru hrănire. În cazul lor se întîlnește și parazitism, și simbioză, și autotrofie, și heterotrofie, toate îmbrăcînd o varietate de forme.

În ciuda acestei diversități, toate microorganismele sînt reprezentate de celule unice, care trebuie să opereze în limitele legilor fizicii și ale geneticii (prezentate în primul volum din această trilogie). Toate se pot reproduce cu o viteză considerabilă, comparativ cu organismele multicelulare și, în toate cazurile, reproducerea este sinonimă cu diviziunea celulară. Pe măsură ce am trecut însă de la microorganismele mai mici la cele mai mari, au devenit mai evidente problemele legate de geneza structurii, iar aceștea, la rîndul lor, au atras atenția asupra necesității unei precizii, atît spațiale, cît și temporale a fenomenelor moleculare care stau la baza reproducerii și a dezvoltării. Asemenea probleme vor deveni tot mai importante în următoarele capitole ce tratează organismele pluricelulare.

Sexualitatea se întîlnește la toate grupele principale, deși la unele specii nu a fost niciodată evidențiată, și este însoțită de o anumită alternanță haploid-diploid, care se întîlnește și la organismele pluricelulare.

Majoritatea formelor manifestă un comportament elementar care le permite să răspundă la stimulii din mediul înconjurător în limitele unor posibilități restrînse de mișcare și dezvoltare.

Naștere la încă un gram de *E. coli,* în condiții optime, în timp ce *P. aurelia* necesită aproape 7 ore pentru același lucru. Putem deci deduce că selecția naturală va favoriza talia mică atunci cînd exploatarea rapidă a mediului este cheia supraviețuirii, așa cum se întîmplă în cazul bacteriilor și al algelor marine. Pe de altă parte, un organism prădător, din motive mecanice, trebuie să fie mai mare decît prada pe care o înghite, ceea ce ar putea reprezenta factorul selectiv cheie care a dus la talia mare a protozoarelor și a animalelor, în general.

naștere la încă un gram de *E. coli*, în condiții optime, în timp ce *P. aurelia* necesită aproape 7 ore pentru același lucru. Putem deci deduce că selecția naturală va favoriza talia mică atunci cînd exploatarea rapidă a mediului este cheia supraviețuirii, așa cum se întîmplă în cazul bacteriilor și al algelor marine. Pe de altă parte, un organism prădător, din motive mecanice, trebuie să fie mai mare decît prada pe care o ingeră, ceea ce ar putea reprezenta factorul selectiv cheie care a dus la talia mare a protozoarelor și a animalelor, în general.

Rezumat

Din această trecere în revistă a biologiei microorganismelor, se poate observa că atît organismele unicelulare, cît și cele subcelulare, sînt reprezentate de o gamă largă de structuri. Spectrul de dimensiuni, de la agregatul molecular, relativ simplu, care constituie o particulă virală infecțioasă, pînă la cele mai mari ciliate și amibe, este enorm. Ar fi nevoie de cca 10^{12} bacterii din cele mai mici, de exemplu, pentru a realiza un volum egal cu cel al amibei celei mai mari și un număr aproximativ egal de amibe mari pentru a atinge volumul unui conifer mare. La fel de diverse sînt și sistemele adoptate de aceste organisme pentru hrănire. În cazul lor se întîlnește și parazitism, și simbioză, și autotrofie, și heterotrofie, toate îmbrăcînd o varietate de forme.

În ciuda acestei diversități, toate microorganismele sînt reprezentate de celule unice, care trebuie să opereze în limitele legilor fiziologiei și ale geneticii (prezentate în primul volum din această trilogie). Toate se pot reproduce cu o viteză considerabilă, comparativ cu organismele multicelulare și, în toate cazurile, reproducerea este sinonimă cu diviziunea celulară. Pe măsură ce am trecut însă de la microorganismele mai mici la cele mai mari, au devenit mai evidente problemele legate de geneza structurii, iar acestea, la rîndul lor, au atras atenția asupra necesității unei precizii, atît spațiale, cît și temporale a fenomenelor moleculare care stau la baza reproducerii și a dezvoltării. Asemenea probleme vor deveni tot mai importante în următoarele capitole ce tratează organismele pluricelulare.

Sexualitatea se întîlnește la toate grupele principale, deși la unele specii nu a fost niciodată evidențiată, și este însoțită de o anumită alternanță haploid-diploid, care se întîlnește și la organismele pluricelulare.

Majoritatea formelor manifestă un comportament elementar care le permite să răspundă la stimulii din mediul înconjurător în limitele unor posibilități restrînse de mișcare și dezvoltare.

Nutriția și reproducerea, problemele centrale cu care sînt confruntate toate organismele, se desfășoară la microorganisme într-un mod relativ elementar. Unul dintre scopurile pe care ni le-am propus în această prezentare a microorganismelor a fost să oferim o privire de ansamblu asupra tuturor aspectelor unor organisme relativ simple și ușor de descifrat, înainte de a analiza complexitatea structurală și funcțională a organismelor pluricelulare.

3

Organismele pluricelulare

În capitolul 2 ne-am ocupat de organisme care există pe tot parcursul vieții lor ca celule unice—organisme unicelulare—care își procură independent materia și energia din mediul înconjurător și le utilizează pentru creștere și reproducere. Restul acestui volum este consacrat biologiei organismelor pluricelulare, agregate de celule, în cadrul cărora creșterea și stabilitatea celulei individuale sînt dependente de o asociere funcțională strînsă cu celelalte celule.

Vom analiza cîteva nivele diferite de complexitate ale spectrului larg de organisme pluricelulare, în încercarea de a evidenția anumite principii cu aplicabilitate generală la acest tip de organizare biologică. Pentru început, este util să luăm în considerare anumite forme ale căror structuri sînt intermediare între nivelul de organizare unicelulară și cel pluricelular. Este necesară o măsură de precauție în examinarea tuturor acestor probleme: de cîte ori o analiză parcurge nivele tot mai înalte de complexitate biologică, există tentația de a atribui, în mod nejustificat, evoluției complexitatea crescîndă a unor organisme actuale. Bineînțeles, progresul s-a realizat în cursul evoluției, dar nu în mod necesar pe aceleași căi. Ceea ce contează din punctul de vedere al obiectului acestui capitol este faptul că în lumea actuală există o serie de nivele de complexitate structurală și funcțională care pot servi analizei experimentale directe.

FORME INTERMEDIARE

Există în natură o serie de organisme care par a funcționa la limita inferioară a pluricelularității. Un caz interesant în care se observă o tendință tot mai marcată spre pluricelularitate se întîlnește în grupul algelor verzi cunoscute sub numele de *Volvocales*. La acest grup, celula individuală este o celulă de algă tipică, biflagelată și conținînd

clorofilă (fig. 3-1 *b*). Trăsătura neobișnuită a acestui grup este ilustrată cel mai spectaculos de *Volvox*, organism mult folosit în laboratoarele de biologie generală. Cele aproape 2 000 de celule ale sale sînt reunite într-o formațiune sferică, goală în interior (fig. 3-1 *a*), care își desfă-

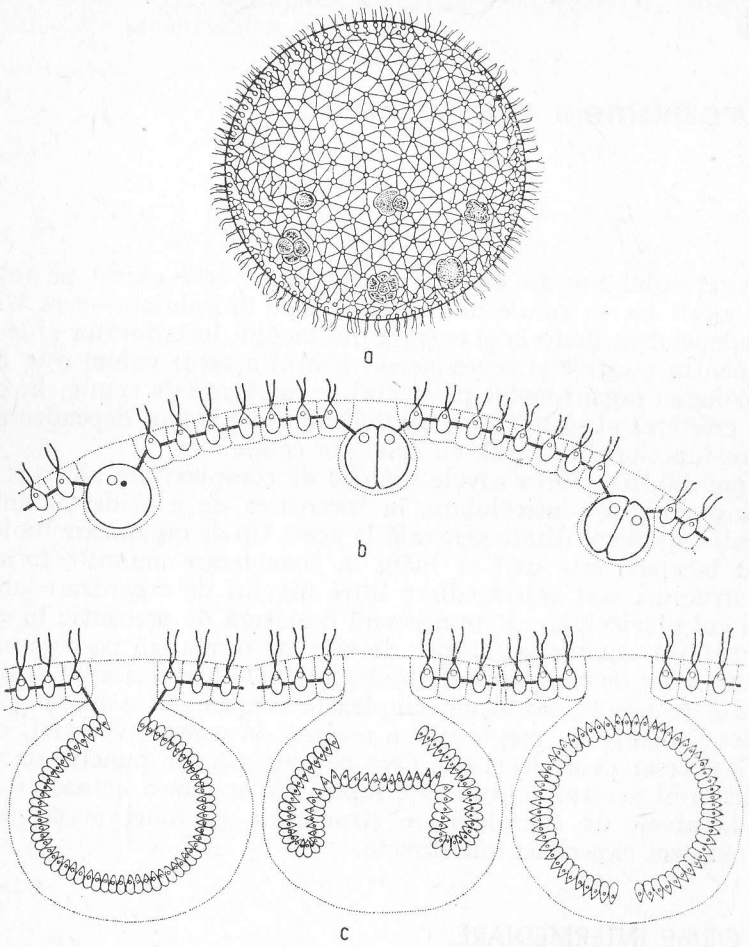


Fig. 3—1. a) Colonie de *Volvox* cu colonii fiice în emisfera posterioară; *b*) Imagine mărită, în care se observă celule biflagelate, cu legături citoplasmatice între ele și cîteva celule care au început să formeze colonii fiice; *c*) Inversarea coloniei fiice după formarea numărului definitiv de celule. (*a* și *b* după L. Hyman, *The Invertebrates, Protozoa through Ctenophora*, McGraw-Hill, 1940, p. 106; *c* după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, 2nd ed., McGraw-Hill, 1955, p. 40).

șoară toate activitățile într-un mod impresionant de unitar. Unitatea ar putea fi atribuită existenței unor filamente protoplasmatice fine care leagă celulele componente. Biologii au considerat adeseori *Volvox* ca pe o *colonie;* în prezent însă, unii preferă termenul de *multicelulă*, care reflectă o analogie mai marcată cu organismul. Deosebirea dintre acești termeni scoate în evidență dificila problemă pe care o ridică un astfel de agregat celular, și anume: de la ce nivel și pe baza căror relații dintre celule se poate aplica în mod justificat conceptul de organism unui ansamblu de celule, și nu fiecărei celule componente?

Volvox se deplasează ca un tot unitar, într-un mod neîntîmplător. În loc să se rostogolească în voia valurilor, sfera are un „cap" și o „coadă", adică o anumită regiune este întotdeauna înainte. Putem defini, astfel, o emisferă *anterioară* și una *posterioară*. Mai există și alte indicații privind o diferențiere funcțională. Unele celule din emisfera posterioară își reiau creșterea și diviziunea celulară, formînd agregate-fiice orientate spre interiorul cavității centrale. Acestea se răsucesc, și în cele din urmă se detașează de peretele agregatului-mamă, rămînînd în interiorul sferei, pînă cînd vor fi eliberate prin moartea sau distrugerea acesteia. În aceeași regiune, unele celule pot produce gameți în anumite perioade. Indiferent însă de tipul de reproducere, celulele noului agregat iau naștere exclusiv în emisfera „posterioară". Deși micile diferențe de talie și de structură dintre celulele celor două emisfere s-ar putea explica prin faptul că emisfera anterioară, fiind orientată în sus, primește mai multă lumină, totuși dovezile de segregare a funcțiilor sînt de natură să ne convingă că printre celulele din diferite zone s-a produs, într-adevăr, o diferențiere reală.

Experiențele sugerează că dezvoltarea stării multicelulare s-a produs printr-o cooperare obligatorie între celulele individuale. Dacă o celulă de *Volvox* este detașată din agregatul pluricelular și cultivată separat, ea nu regenerează niciodată un nou agregat. Experiențe comparabile au fost efectuate și asupra formelor înrudite: *Eudorina*, *Pandorina* și *Gonium*. Aceste alge formează agregate considerabil mai mici ca număr de celule decît *Volvox: Eudorina* este intermediară ca număr de celule, iar celelalte două alge formează agregate de aproximativ 12 celule (fig. 3-2). Celulele izolate din *Eudorina* formează agregate anormale, dar regenerarea care are loc din celule izolate din *Gonium* sau *Pandorina* este în aparență perfectă. S-ar putea ca aceste alge înrudite să alcătuiască o linie progresivă ca talie și complexitate, în cadrul căreia procesul de diferențiere ar fi cu atît mai avansat cu cît agregatul e mai mare, ajungîndu-se ca la *Volvox* anumite aptitudini ale celulei individuale, necesare pentru dezvoltarea corespunzătoare a unui agregat normal să fie abolite. Majoritatea biologilor sînt de acord că astfel de dovezi de diferențiere, mai ales atunci cînd sînt în mod normal irever-

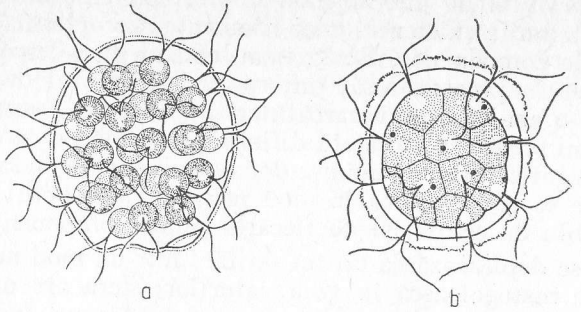


Fig. 3—2. a) Eudorina, algă colonială din aceeași familie cu *Volvox*. *b) Gonium*, algă mai mică și cu structură mai compactă (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, 2nd ed., McGraw-Hill, 1955, p. 36 și 37).

sibile, ar putea constitui un criteriu pentru a defini un agregat ca un organism.

Mixomicetele scot la iveală și alte criterii; în cele ce urmează, vom descrie specia *Dictyostelium discoideum*, dar, cu mici modificări, descrierea se aplică și altor specii. O parte din viață, mixomicetele există ca celule amiboide individuale, ce iau naștere fiecare dintr-un spor. Cultivate în laborator pe agar (sau, în natură, pe trunchiuri de copaci în putrefacție sau pe alte asemenea medii), aceste celule trăiesc independent, exact ca majoritatea microorganismelor, hrănindu-se cu bacterii, crescînd și reproducîndu-se. Într-un mod foarte caracteristic, acest stadiu de hrănire independentă se încheie, adeseori, în momentul epuizării hranei. Amibele încep să se aglomereze în jurul unui centru de agregare, așezîndu-se unele peste altele și formînd, uneori, o masă gelatinoasă de formă alungită (stadiile *A—G* din fig. 3-3). Aceasta migrează în continuare ca un tot unitar, întotdeauna cu aceeași parte înainte și, adeseori, în funcție de gradientul de temperatură și de lumină. La un moment dat agregatul se fixează, se rotunjește și începe o serie precisă de mișcări morfogenetice prin care o aglomerare sferică de celule (localizată inițial în jumătatea posterioară a masei gelatinoase) se ridică pe o tijă verticală alcătuită din celulele anterioare (stadiile *H—N* din fig. 3-3). Formațiunea rezultată seamănă cu o minge de ping-pong în vîrful unei crose de golf răsturnate. Ea este, de fapt, o structură reproducătoare. Celulele din sorul sferic din vîrful tijei se transformă în spori, care, odată ajunși într-un mediu corespunzător, vor da naștere unei noi generații de amibe; (tija în sine este doar o structură de susținere, întărită cu celuloză).

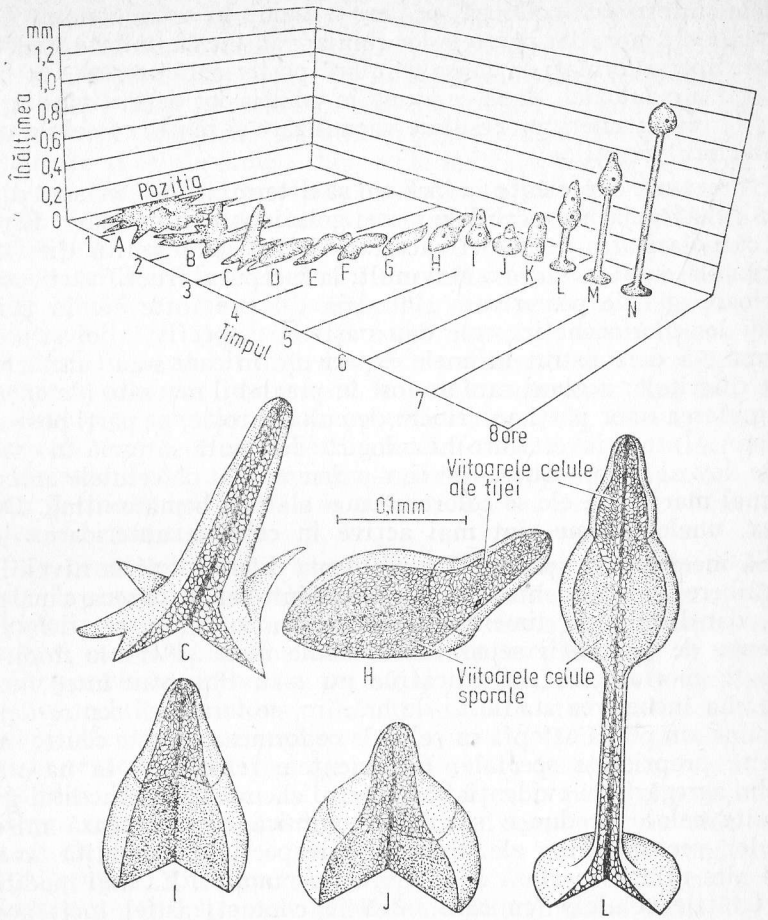


Fig. 3—3. Dezvoltarea corpului de fructificare la *Dictyostelium discoideum*. În partea de sus sînt înfățișate fazele procesului într-un grafic tridimensional, care redă și poziția organismului în spațiu. *C—L*: structura celulară în stadiile respective (după J.T. Bonner, *The Cellular Slime Molds*, Princeton, 1959, p. 26).

Evident, în timpul formării structurii de fructificare, atît de delicată și de complexă, are loc o diferențiere pronunțată, atît în comportarea, cît și în structura acestor celule. Celulele anterioare sînt împinse spre bază, pentru a forma partea inferioară a tijei (stadiul *J* din fig. 3-3); tija se alungește prin vacuolizarea acestor celule și prin adaosul

altor celule care au migrat spre vîrful său. Pe măsură ce crește tija, celulele sintetizează celuloză, pe care o depun în teaca comună a tijei. Cîteodată ele mor, dar peretele lor celular rămîne ca unitate structurală a tijei. Sporii formați în masa celulară posterioară secretă, de asemenea, pereți celulozici, după ce ajung în poziția lor definitivă din vîrful tijei; dar ei nu suferă procesul de vacuolizare și rămîn ca celule viabile în interiorul pereților.

Numeroase experiențe au încercat să determine în ce măsură diferențierea există deja între celulele masei gelatinoase migratoare. Este evident că polaritatea deplasării acesteia indică o anumită diferențiere funcțională, ca și la *Volvox*. Mai mult, la începutul fructificării, celulele anterioare și cele posterioare sînt deja diferite între ele în privința soartei lor morfogenetice: ele dau naștere, respectiv, tijei și sorului, așa cum s-a demonstrat în unele experiențe în care s-au urmărit mișcările diferitelor regiuni care au fost în prealabil marcate (de exemplu, prin grefarea unor părți anterioare de culoare roșie, pe părți posterioare incolore). Într-o investigare histologică destinată să pună în evidență și alte dovezi asupra diferențierii, s-a demonstrat că celulele anterioare sînt mai mari și că ele se colorează mai slab cu hematoxilină. De asemenea, unele enzime sînt mai active în celulele anterioare.

Să încercăm să aprofundăm problema diferențierii la nivelul amibelor libere, independente. Acestea diferă între ele în oarecare măsură ca talie, dar distribuția dimensiunilor este continuă; nu s-a demonstrat existența de populații separate de celule mari și celule mici. Nici diferențe morfologice semnificative nu s-au observat între amibele libere. La încheierea stadiului de hrănire, se formează centre de agregare și ne-am putea aștepta ca celulele ce formează aceste centre să aibă anumite proprietăți speciale. Experiențele referitoare la natura stimulului agregării au evidențiat caracterul chemotactic al acestui proces. Anumite celule produc o substanță chimică ce orientează mișcările celulelor vecine înspre ele. Substanța respectivă, denumită *acrasină*, are și alte roluri, în afară de dirijarea locomoției. Ea mai modifică și proprietățile celulelor cu care intră în contact, astfel încît acestea, la rîndul lor, încep să producă acrasină și devin lipicioase prin secreția unor substanțe adezive. Astfel, în ultimele stadii ale agregării, migrarea celulelor spre centru devine ordonată și se produc adevărate gradiente de atracție ale substanței, care, la rîndul său, atrage celulele mai îndepărtate. Cînd procesul agregării este încheiat, celulele sînt înconjurate de o teacă gelatinoasă, în care ele încep mișcările morfologice. Vîrful este format din celulele cu producția cea mai rapidă de acrasină și, ca urmare, celulele posterioare îl urmează în toate mișcările, bineînțeles, cu ajutorul coeziunii realizate de materialul extracelular gelatinos al tecii.

O problemă oarecum controversată este dacă centrii de agregare sînt formați de celule speciale sau nu. Există dovezi că procesul inițierii

depinde de o anumită celulă care ajunge să producă acrasină înaintea celorlalte celule, exact așa cum, în cazul inimii, numai cîteva celule pot iniția bătaia inimii; ca celule „pacemaker" pot funcționa celulele care și-au redobîndit primele excitabilitatea și care se descarcă (electric) înaintea celorlalte. Această ipoteză a agregării ar contrazice deci presupunerea unei diferențieri specifice riguroase a amibelor libere în celule inițiatoare și celule induse. Singurele indicații precise se referă la diferențierea din timpul fazei multicelulare a ciclului vital.

Ce se întîmplă dacă intervenim experimental în echilibrul celular produs prin diferențierea celulelor anterioare și posterioare în faza migratoare? Dacă se secționează transversal masa gelatinoasă la limita dintre celulele anterioare și cele posterioare se obțin două mase viabile. Amîndouă fructifică, dînd naștere unor structuri de fructificare perfecte, deși mici. În prealabil însă, are loc o rediferențiere a celulelor: o transformare a celulelor posterioare în celule anterioare într-una din cele două mase și transformarea inversă în cealaltă, ceea ce restabilește proporția dintre celulele destinate să formeze tija și cele destinate să formeze sporii. Informația privind proporția tipurilor celulare poate fi transmisă deci între celulele agregatului contribuind la *reglarea* diferențierii.

Ce concluzii putem trage din analiza acestor soluții evolutive aflate la pragul pluricelularității? În conformitate cu problemele ridicate în cap. 1, ne-am putea aștepta să descoperim anumite avantaje selective conferite celulei individuale de asocierea sa cu alte celule. La *Dictyostelium* amibele se pot hrăni și reproduce cu eficiență remarcabilă, ca celule individuale, iar trecerea la starea pluricelulară este evident orientată spre cucerirea altor medii. O clonă de amibe care a epuizat resursele nutritive ale mediului său înconjurător, sau a ajuns în condiții neprielnice, își poate transfera o parte din membrii săi deasupra substratului umed, pentru a fi diseminați prin vînt ca spori. Numai cîțiva din miile de spori produși au nevoie de condiții ideale pentru reușită, din punctul de vedere al continuității genomului. La *Volvox*, avantajul strategic al pluricelularității nu este atît de evident, decît în privința aparatului motor care permite acestor organisme să se deplaseze cu viteza unui ciliat mare. În acest caz oricare ar fi avantajul adaptativ, el este evident altul decît în cazul mixomicetelor la care ar putea exista mai multe cauze ale succesului modului lor de viață atît de complicat.

Un al doilea aspect prezentat în cap. 1 și confirmat în cazul acestor organisme primitive este faptul că, oricare ar fi avantajul conferit de pluricelularitate, el este dependent de stabilirea simultană a mecanismelor integratoare. Secreția de acrasină, mecanismul, mai puțin bine înțeles, prin care se stabilește echilibrul între numărul de celule care vor forma tija și cele care vor forma sporii, la mixomicete, ca și coordo-

narea activității flagelilor la *Volvox* sînt nu numai frumoase exemple de coordonare intercelulară, ci, foarte probabil, condiții *sine qua non* pentru succesul acestor organisme în natură.

În sfîrșit, la aceste două grupe de organisme se pot întrezări multe din principiile anatomice ce se manifestă la scară mai mare la organisme propriu-zis pluricelulare. Înainte de a descrie valoarea strategică și funcționalitatea pluricelularității, vom trece, pe scurt, în revistă aceste aspecte anatomice.

STRUCTURA ORGANISMELOR PLURICELULARE

La organismele pe care le-am descris mai sus se manifestă trei proprietăți ale structurii pluricelulare, importante pentru multe probleme pe care le vom trata în capitolele următoare. Mai întîi, de o importanță evidentă ne apare *coeziunea* care se poate realiza pe mai multe căi. La *Volvocales* coeziunea se exprimă prin inseparabilitatea produselor de diviziune; la mixomicete, un mecanism special de atracție reunește celule inițial libere. În ambele cazuri o cantitate importantă de material necelular se găsește în structura organismelor. Formarea și funcțiile acestor substanțe ridică o a doua categorie de probleme. În fine, starea pluricelulară este însoțită, în ambele cazuri, de *diferențiere*, prin care populația celulară se diversifică și se specializează. La *Volvox*, are loc doar o diferențiere între celule reproducătoare și celule somatice. La mixomicete, anumite transformări mai profunde duc la formarea unei structuri de fructificare complexe, cu diferențe nete între celulele sporale și celulele tijei. În tratarea acestor probleme este logic să începem cu coeziunea, aspectul structural fundamental al pluricelularității.

Problema coeziunii

La majoritatea organismelor pluricelulare, coeziunea are la bază imposibilitatea celulelor fiice de a se separa după mitoză. Cînd o celulă reproducătoare se divide formînd două celule, acestea aderă mai departe între ele, așa cum se întîmplă și cu produsele mitotice ulterioare. O excepție generală de la această regulă se întîlnește în cazul reproducerii, care constă, în esență, în separarea din organismul parental a unor celule viabile, libere sau grupate.

Reexaminînd organismele unicelulare și reproducerea lor, observăm că și acestea au o tendință pronunțată de a rămîne asociate după diviziunea celulară. În unele cazuri aceasta se realizează prin înglobarea celulelor fiice în învelișul de material gelatinos extracelular, care fusese secretat de către celula mamă. Acest tip de coeziune se observă în cazul unor alge albastre-verzi. La acestea, în urma mitozei, celulele fiice se vor separa, în final, unele de altele, prin secretarea unei noi matrice

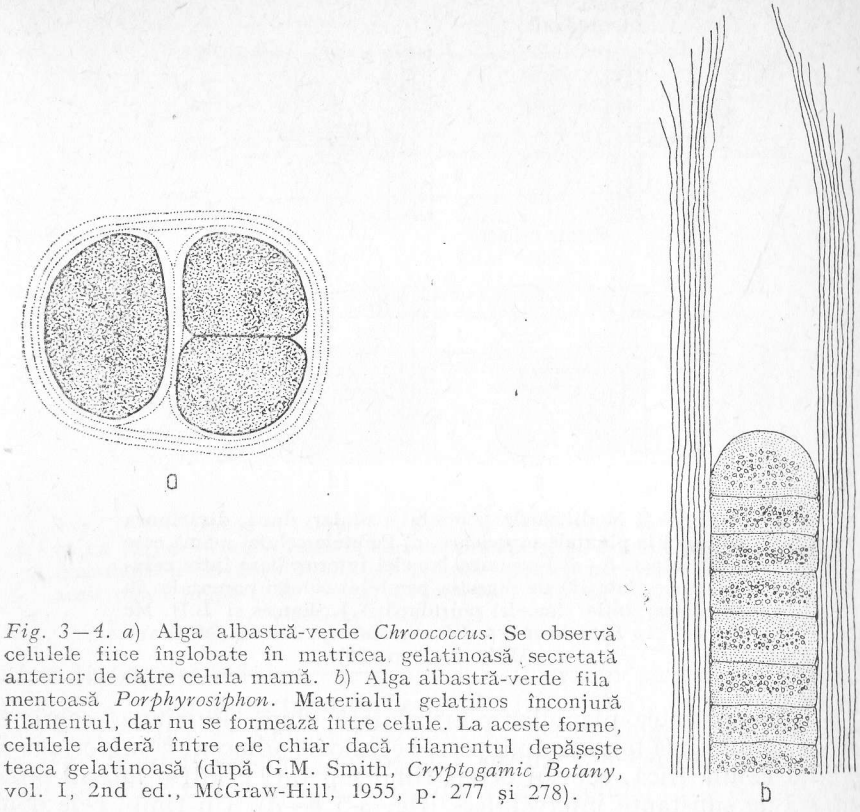


Fig. 3—4. a) Alga albastră-verde *Chroococcus*. Se observă celulele fiice înglobate în matricea gelatinoasă, secretată anterior de către celula mamă. *b*) Alga albastră-verde filamentoasă *Porphyrosiphon*. Materialul gelatinos înconjură filamentul, dar nu se formează între celule. La aceste forme, celulele aderă între ele chiar dacă filamentul depășește teaca gelatinoasă (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, 2nd ed., McGraw-Hill, 1955, p. 277 și 278).

gelatinoase, dar un timp sînt înglobate în teaca comună ce fusese secretată înainte de diviziune (fig. 3-4 *a*).

Există anumite cazuri în care coeziunea nu se datorește simplei înglobări a celulelor într-o teacă comună. De exemplu, la algele filamentoase albastre-verzi, celulele rămîn intim asociate după diviziune (fig. 3-4 *b*). Deși ele secretă o teacă cilindrică de material gelatinos, care înconjură filamentul de celule, materialul matricial nu apare niciodată în cantitate considerabilă printre celule. Chiar și atunci cînd străbat teaca, așa cum se întîmplă la extremitățile filamentului, celulele continuă să adere între ele. (În accepția generală, prin *aderență* se înțelege alipirea unui obiect la altul, iar prin *coeziune*, capacitatea unui obiect de a nu se dezintegra. Coeziunea este deci efectul integrat al aderențelor intercelulare; un organism manifestă coeziune fie din cauză că celulele sale aderă între ele, fie din cauză că ele sînt mecanic înglobate într-o matrice ale cărei molecule aderă între ele.)

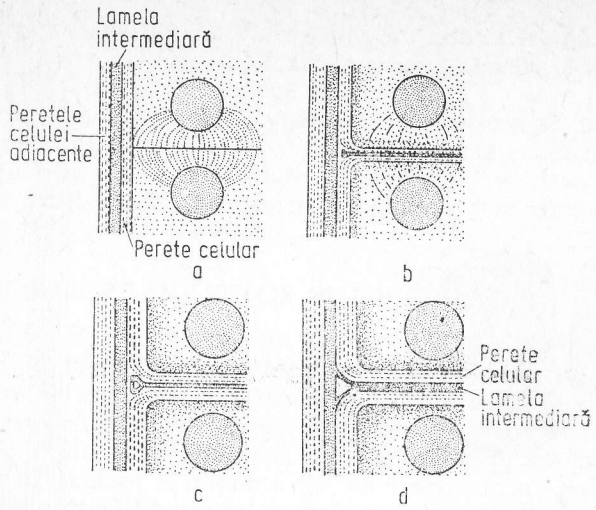


Fig. 3—5. Modificările peretelui celular după diviziunea celulară la plantele superioare. *a*) Peretele celulei mamă este încă intact. *b—d*) Formarea lamelei intermediare între celulele fiice, însoțită de digestia peretelui celulei parentale în jurul marginilor lamelei noi (după A.J. Eames și L.H. Mc Daniel, *An Introduction to Plant Anatomy*, 2nd ed., McGraw-Hill, 1947, p. 29).

La majoritatea plantelor pluricelulare, după diviziunea celulară, fiecare celulă fiică formează un perete celulozic adiacent celui format de cealaltă celulă fiică, cei doi pereți fiind separați printr-o *lamelă intermediară* de substanțe intercelulare (fig. 3-5 *b—d*). Un timp, cele două celule rămîn în interiorul peretelui celular al celulei parentale din care au luat naștere (*a—c*). Probabil în urma unui proces de digestie, marginile noii lamele intermediare pătrund în peretele celulei parentale, astfel încît fiecare celulă fiică ajunge să fie complet înconjurată de lamela intermediară. În noul perete celular și în spațiul dintre celule pătrund compuși polizaharidici, de tipul pectinatului de calciu, care cimentează efectiv celulele alăturate între ele. Pectinații pot fi dizolvați experimental fie prin tratamente chimice, fie prin hidroliză enzimatică (folosind pectinaza extrasă din glandele digestive ale unor melci) și astfel celulele își pierd aderența, putînd fi mai ușor separate. Așadar, plantele pluricelulare își mențin integritatea fizică atît prin înglobarea mecanică a celulelor într-un material comun, cît și prin aderența intercelulară.

La alga verde filamentoasă *Oedogonium*, contribuția inițială a peretelui celulei parentale la coeziunea celulelor nu mai este suficientă.

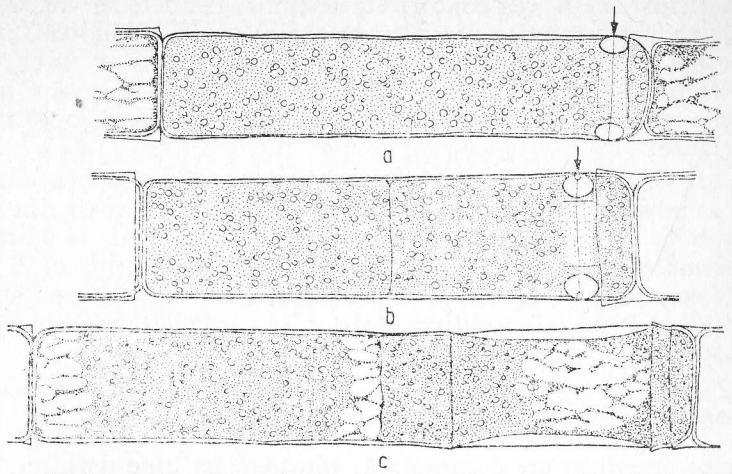


Fig. 3—6. Diviziunea celulară la *Oedogonium*. Săgețile în (*a*) și (*b*) indică un inel de perete celular în curs de formare. Cînd celulele fiice se alungesc după diviziunea celulară (*c*), peretele celulei parentale se rupe în acest punct (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, 2nd ed., McGraw-Hill, 1955, p. 70).

După diviziunea celulară, se produce o fisură în peretele celular, în apropierea uneia din extremitățile celulei (fig. 3-6 *a*). Pe măsură ce cele două celule fiice se alungesc, punctul lor de adeziune ajunge în afara peretelui celular, așa încît nu peretele celular este cel care menține celulele alipite; rolul principal după diviziunea celulară îl joacă aderența dintre celule.

Animalele își datorează, în cea mai mare parte, rezistența lor mecanică secreției unor proteine fibroase, cum ar fi colagenul, și mai multor materiale rezistente, ca substanța osoasă, cuticula și condroitinsulfatul. În schimb, embrionii animali posedă aceste materiale în cantități mici, astfel încît integritatea lor mecanică se bazează pe aderența dintre celule. Majoritatea embrionilor animalelor sînt acoperiți de membrane protectoare de diferite tipuri. Dacă embrionul este scos din aceste învelișuri, el rămîne ca o structură cu oarecare coeziune, dar, în general, este extrem de fragil, pînă în momentul în care s-a diferențiat destul pentru a putea sintetiza anumite componente extracelulare, cum ar fi colagenul. Dacă un astfel de embrion este supus unui scurt tratament cu o enzimă proteolitică, celulele sale pot fi separate unele de altele. Numeroși embrioni pot fi dezagregați și cu ajutorul unor soluții saline, care reproduc perfect mediul lor normal în toate privințele, cu excepția unei deficiențe de ioni de calciu, sau a prezenței unui *p*H

ridicat. Prin restabilirea condițiilor normale, celulele se vor reagrega, în unele cazuri urmînd o dezvoltare normală, ceea ce indică faptul că celulele nu au fost lezate ireversibil prin tratamentul aplicat (cap. 5). Nu se știe încă precis dacă ionii de calciu sînt esențiali pentru funcționarea unei substanțe intercelulare cu rol de cimentare analoagă pectinei de la plante.

În sfîrșit, trebuie să menționăm și faptul că funcționarea anumitor celule, cum sînt celulele reproducătoare și globulele roșii din sîngele vertebratelor, depinde de starea lor liberă (deși, evident, la un moment dat, spermatozoidul trebuie să „adere" la ovul). Prin urmare, în ceea ce privește coeziunea și mecanismele prin care ea se realizează, organismele pluricelulare arată o mare diversitate, prin care ele fac față unor necesități specifice.

Componentele acelulare

Orice organism are o suprafață, întotdeauna bine definită, care îl delimitează de mediul înconjurător, dar nu tot ce se află în interiorul acestui înveliș este obligatoriu format din celule vii. De exemplu, scoarța care acoperă suprafețe mari din trunchiul unui arbore, ca și fibrele și vasele lemnoase sînt rămășițe nevii ale celulelor (cap. 5), iar stratul de ceară care acoperă suprafața frunzelor este o secreție a unor celule.

Lemnul constă, în cea mai mare parte, din celule xilematoase, care, în stadiile finale ale diferențierii lor, își pierd și citoplasma și nucleele (cap. 5), rămînînd numai peretele celular cu fibrilele sale celulozice, urme din stratul intercelular de pectină și cantități considerabile de lignină, care formează o matrice rezistentă în jurul fibrilelor celulozice, conferind structurii o rezistență mecanică superioară. Sînt deci implicate mai multe produse de sinteză, care contribuie la rezistența mecanică a tulpinii și, totodată, au rol în transportul apei și al sărurilor minerale, de la rădăcină înspre frunze.

Se mai pot da și alte exemple de produse acelulare la fel de familiare ca cel al lemnului. Ele reprezintă o proporție considerabilă din masa totală a unui organism. De pildă, cheratina este o proteină fibroasă, a cărei prezență explică aspectul cornos al solzilor la reptile, al penelor la păsări și al părului la mamifere. Ca și lemnul, aceste structuri au o origine celulară: ele sînt formate din pereți modificați ai celulelor, prin sinteza unor cantități mari de cheratină și prin liza consecutivă a citoplasmei și a nucleelor. În alte cazuri, celulele rămîn ca structuri vii, dar fragile și dispuse fie la suprafața, fie în grosimea unei matrice produse de ele însele (fig. 3-7). Oasele și cartilajele vertebratelor, cuticula care acoperă corpul insectelor și al altor artropode, cochilia

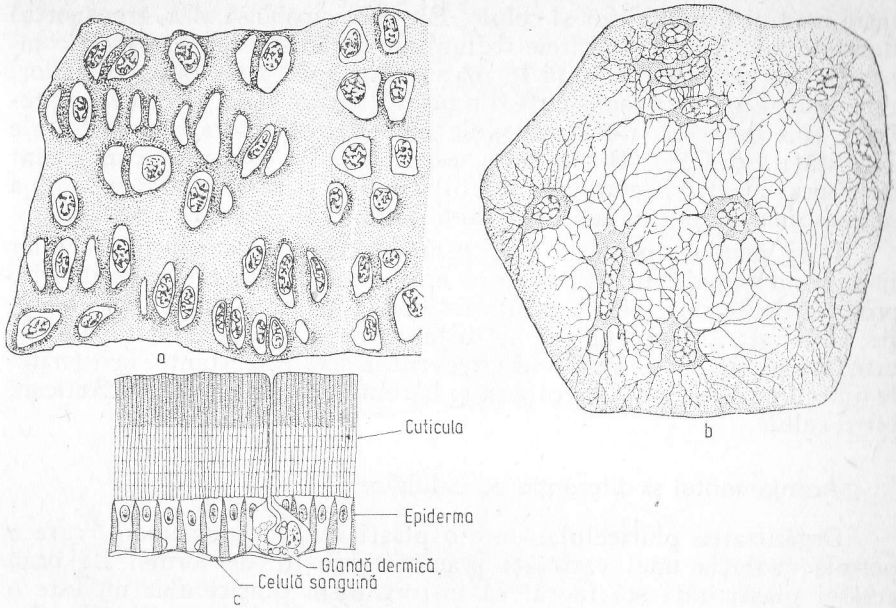


Fig. 3—7. a) Cartilaj din apendicele xifoid de la un șobolan. Celulele rămîn înglobate în substanța interstițială pe care au secretat-o. Mărit de 750×. *b*) Os cu membrană transparentă la șoarece. *c*) Cuticula și epiderma unei insecte. Mărite de 200×. (*a* și *b* după W. Bloom și D.W. Fawcett, *A Textbook of Histology*, Saunders, 1962, p. 145 și 154; *c* după V.B. Wigglesworth, în Biological Reviews, 23, 409, 1948).

calcaroasă a melcilor și a scoicilor, sau partea gelatinoasă a meduzelor, iată numai cîteva exemple.

Asemenea celule amintesc microorganismele care se înconjură cu teci polizaharidice sau proteice. La organismele pluricelulare însă, fenomenul poate lua proporții foarte diferite. Un grup numeros de celule, situate într-o anumită regiune a organismului și care sintetizează toate același material matricial poate produce, de exemplu, un femur de elefant, de 1,5 m și care suportă un sfert din greutatea animalului, de peste 2 t. Un alt exemplu, la scară mai mică, rezultat al aceluiași proces, este femurul de șoarece, ce măsoară mai puțin de 1,5 cm și suportă un sfert din greutatea animalului, ce nu depășește cîteva zeci de grame.

De mare importanță printre componentele acelulare ale unui organism pluricelular sînt fluidele circulante, matricea sîngelui animalelor și sucurile sau celelalte lichide transportate prin țesutul vascular al plantelor. Așa cum vom vedea în cap. 6, compoziția lichidelor circulante poate fi mult modificată în funcție de variațiile mediului fizic, trăsătură legată de faptul că ele participă la transportul de substanțe

între mediul înconjurător și celule. Ele participă însă și la transportul de materiale dintre diferitele regiuni ale organismului, așa încît compoziția lor este determinată în mare măsură de activitatea celulelor, care adaugă și extrag substanțe din mediul lor imediat. Lichidele circulante sînt deci, ca și componentele acelulare structurale, produse ale activității celulelor. (O substanță secretată poate deveni un component structural local, în funcție de solubilitatea sa și de capacitatea sa de a se combina chimic cu alte substanțe structurale sau circulante).

Deci, mediul imediat al unei celule dintr-un organism pluricelular include nu numai celulele cu care ea intră efectiv în contact, ci și diferite produse de secreție, fie proprii, fie elaborate de celulele învecinate, fie, în sfîrșit, transportate de la distanță, prin lichidele circulante. În următoarele pagini ne vom referi frecvent la aceste substanțe, la diferitele funcții pe care ele le îndeplinesc și la rolul lor ca mijloc de comunicare între celule.

Aranjamentul și diferențierea celulelor

Organizarea pluricelulară are o plasticitate extraordinară, care a permis evoluția unei varietăți practic nesfîrșite de forme. La baza acestei plasticități stă faptul că un organism pluricelular nu este o structură întîmplătoare, ci una alcătuită cu o remarcabilă precizie. Celula reproducătoare individuală are o zestre ereditară strict limitată, care dictează dezvoltarea unei forme și a unor dimensiuni predeterminate, iar orice abatere de la această formă este în general nefavorabilă succesului biologic al individului. Cu toate acestea, mecanismele ereditare care guvernează dezvoltarea sînt suficient de sensibile la mutație și selecție naturală pentru a da naștere diversității pe care o observăm printre speciile biologic realizate.

În linii mari, o descriere anatomică comportă trei aspecte: forma și mărimea organismului, tipurile de celule și de secreții celulare din care se compune organismul și modul în care aceste componente sînt distribuite. După cum am văzut, toate trei aspectele sînt necesare pentru o descriere anatomică precisă, chiar și în cazul unor agregate pluricelulare rudimentare, ca *Volvox*, sau în cazul unor forme de trecere, cum ar fi corpul de fructificare la *Dictyostelium*. Pe măsură ce cresc dimensiunile și complexitatea organismului, asemenea descrieri complete devin tot mai dificile. Există, totuși, anumite modele structurale simple, care facilitează înțelegerea anatomiei organismelor mai complexe; de exemplu, dispunerea în structuri tubulare sau în straturi a celulelor. Aceste două tipuri de aranjamente explică în întregime structura algei marine *Ulva*, cunoscută sub numele de salata de mare, și a celenteratului de apă dulce, *Hydra*.

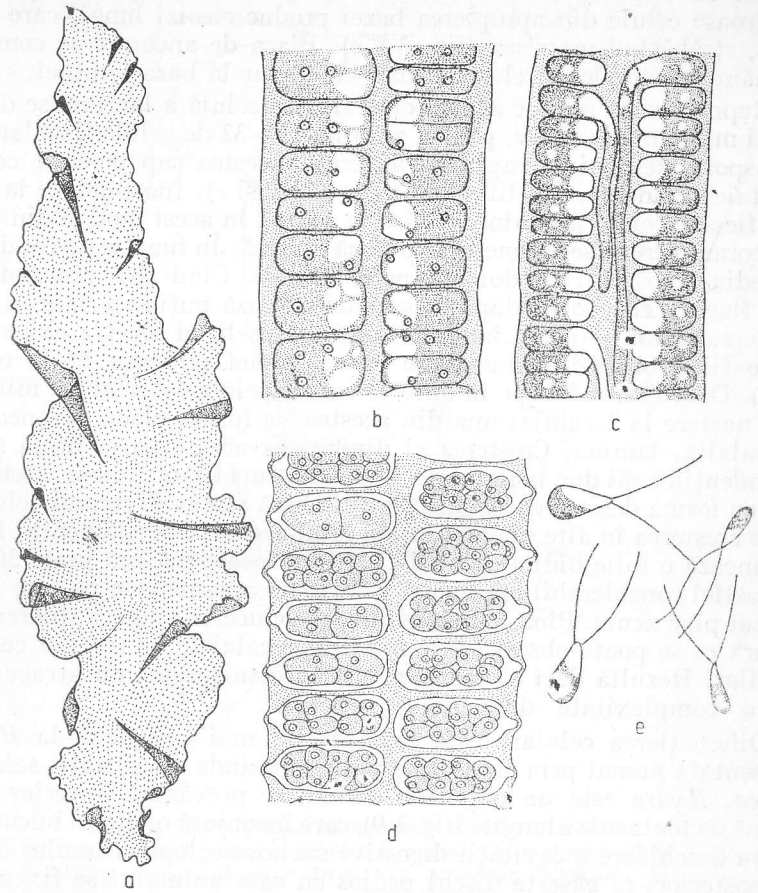


Fig. 3—8. a) Lamina algei *Ulva* (jumătate din mărimea naturală). *b*) Secțiune prin lamină. *c*) Creșteri rizoidale ale celulelor laminei în zona plăcii de ancorare. *d*) Celule ale laminei formînd gameți. *e*) Gameți maturi (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, 2nd ed., McGraw-Hill, 1955, p. 62).

Organizarea epitelială. Prima dintre algele menționate, *Ulva* (fig. 3-8), constă dintr-o folie de formă neregulată, *lamina*, ce crește pornind de la placa de ancorare, prin care planta se prinde de substrat. Lamina se compune din două straturi de celule fotosintetizatoare, înglobate într-o matrice gelatinoasă rezistentă, formată prin unirea materialelor secretate de celule adiacente. Atît la plante, cît și la animale, asemenea

straturi de celule poartă denumirea de epidermă (respectiv epiteliu). Numeroase celule din apropierea bazei produc rizoizi lungi, care cresc în jos, străbătînd matricea (fig. 3-8 *c*). Placa de ancorare se compune din mănunchiuri de astfel de rizoizi, care apar la baza laminei.

Reproducerea are loc atunci cînd fiecare celulă a laminei se divide de mai multe ori succesiv, pentru a forma 16—32 de celule flagelate. Ca și zoosporii descrişi în capitolul anterior, acestea rup peretele celulei parentale și sînt puse în libertate (fig. 3-8, *d* și *e*). Începînd de la periferie, fiecare celulă a laminei părăsește planta în acest mod și din placa de ancorare perenă se regenerează o nouă lamină. În funcție de condițiile de mediu, zoosporii au doi sau patru flageli. Cînd sînt prevăzuți cu patru flageli, zoosporii, după ce se îndepărtează puțin, se lasă la fund și generează noi plante. Cînd au numai 2 flageli, ei servesc ca gameți, fiecare fiind obligat să fuzioneze cu un gamet provenit de la o altă plantă. Dezvoltarea începe în ambele cazuri printr-o diviziune mitotică ce dă naștere la 2 celule; una din acestea va forma placa de ancorare, iar cealaltă, lamina. Creșterea și diviziunea acesteia din urmă și ale descendenților săi duc la formarea unei structuri filamentoase, asemănătoare cu forma definitivă a multor alge. După cîteva diviziuni celulare, începe creșterea în alte planuri și, în felul acesta, din filamentul linear se formează o folie bidimensională. Lamina poate măsura peste 30 cm, fiind astfel considerabil mai mare decît toate organismele pe care le-am analizat pînă acum. Pînă în momentul reproducerii, singura diferențiere celulară ce se poate observa este cea dintre celulele laminei și celulele rizoizilor. Rezultă deci că mărirea taliei organismului nu atrage după sine o complexitate deosebită.

Diferențierea celulară este considerabil mai complexă la *Hydra*, reprezentată numai prin stadiul de polip, în ciuda simplității sale geometrice. *Hydra* este un organism cilindric, prevăzută anterior cu o coroană de tentacule alungite (fig. 3-9), care înconjură orificiul buco-anal singura deschidere a cavității digestive saciforme; opus discului bucal, deci posterior, se găsește discul pedios cu care animalul se fixează de substrat. Peretele corpului este alcătuit dintr-un strat extern numit *ectoderm*, unul intern *endoderm*, iar între ele *mezogleea* (ectomezenchim).

Ectodermul conține: celule *epitelio-musculare*, cu citoplasma fibrilară, granulară și o bază lățită cu fibrile musculare longitudinale netede, care prin contracție scurtează corpul; *celulele senzoriale*, fusiforme, cu o prelungire senzitivă la exterior și una la polul opus în legătură cu neuronii plexului nervos din mezoglee; *celule interstițiale*, totipotente, reprezentînd o rezervă embrionară pentru refacerea tuturor categoriilor celulare; *cnidoblaste* (celule specifice cnidarilor, din care face parte și *Hydra*), celule mari, cu citoplasmă fibrilară și care secretă în interior cnidocistul sau nematocistul, aceasta fiind o capsulă cu perete dublu, format dintr-o substanță asemănătoare chitinei, plină cu un lichid

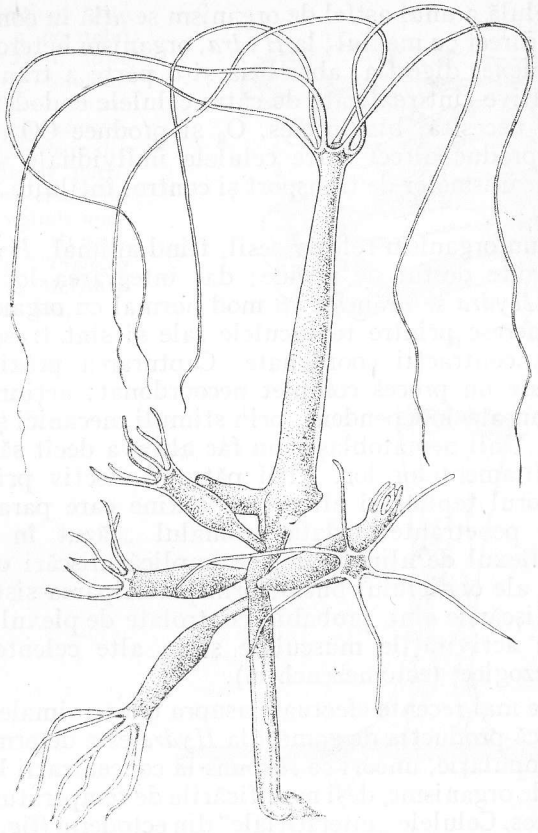


Fig. 3—9. Hydra cu tentacule extinse în vederea capturării prăzii și cu cîțiva muguri ce se formează pe trunchi (după P. Brien, în American Scientist, *48*, p. 460, 1960).

hipnotoxină sau *actinocongestină*; peretele intern se invaginează și formează filamentul urticant răsucit în spirală în interiorul capsulei. Capsula internă prezintă un opercul citoplasmic. Cnidoblastul are pre exterior o prelungire plasmatică scurtă numită cnidocil, iar spre interior un filament care intră în legătură cu plexul nervos subepitelial.

Endodermul este constituit din: *celule absorbante* și *digestive*, cu 2—5 flageli, capabile de fagocitoză; conțin vacuole cu grăsimi și glicogen, iar în partea lățită, fibrile circulare netede care prin contracție îngustează corpul; celule glandulare cu enzime pentru digestie cavitară; celule *interstițiale*; *cnidocişti*, cu rol în digerarea prăzii înghițită vie.

Fiecare celulă a unui astfel de organism se află în contact mai mult sau mai puțin direct cu mediul; la *Hydra*, organism heterotrof cu necesități mai complexe, digestia, absorbția și o parte a transportului substanțelor nutritive sînt realizate de către celulele endodermice. Fiecare dintre acestea necesită, bineînțeles, O_2 și produce CO_2, dar și aceste schimburi se produc direct între celulele individuale și mediu, fără intervenția mecanismelor de transport și control întîlnite la organismele mai mari.

Deși este un organism relativ sesil, fiind animal, *Hydra* manifestă reacții coordonate destul de rapide; dar integrarea lor nu este prea perfecționată. *Hydra* se hrănește în mod normal cu organisme acvatice mici, care nimeresc printre tentaculele sale și sînt trase în cavitatea digestivă prin contracții coordonate. Capturarea prăzii cu ajutorul tentaculelor este un proces complet necoordonat: acțiunea cnidoblastelor este declanșată independent, prin stimuli mecanici și prin stimuli chimici locali. Unii nematoblasti nu fac altceva decît să prindă prada „în mrejele" filamentelor lor. Alții pătrund efectiv prin tegumentul prăzii cu ajutorul țepilor și eliberează toxine care paralizează prada — cnidoblaste penetrante. Odată animalul „căzut în capcană", se declanșează reflexul de alimentare, ce implică mișcări coordonate ale tentaculelor și ale orificiului bucal, prin participarea sistemului epiteliomuscular. Mișcările sînt, probabil, controlate de plexul nervos difuz, responsabil de activitățile musculare și la alte celenterate, care se găsește în mezoglee (ectomezenchim).

Experiențe mai recente efectuate asupra unor animale în cultură au sugerat faptul că producția de gameți la *Hydra* este determinată de condiții de suprapopulație, uneori ca răspuns la concentrații locale crescute de CO_2 produs de organisme, deși modificările de temperatură pot stimula și ele acest proces. Celulele „interstițiale" din ectoderm (fig. 3-10 *a*), capabile să refacă toate categoriile celulare, sînt determinate în aceste condiții să producă ovule sau spermatozoizi. În absența stimulilor care declanșează formarea gameților, și atîta timp cît individul este bine hrănit, *Hydra* se reproduce asexuat formînd muguri, care vor da naștere unor adulți în miniatură, atașați de organismul parental. Pînă la urmă, aceștia se desprind și se fixează independent pe substrat.

Hydra manifestă o ciudată formă de „nemurire" potențială, prin aceea că întreaga sa populație celulară se reînnoiește odată la cîteva săptămîni. Zoologul belgian Brien a demonstrat, în 1950, că un număr de celule de *Hydra*, identificabile prin colorație cu un colorant vital, grefate la o altă hidră imediat sub punctul de atașare a tentaculelor, se deplasează treptat spre baza corpului, unde, în cele din urmă, dispar. Alte celule situate în apropierea tentaculelor se deplasează treptat spre vîrful acestora, unde dispar. Din aceste experiențe s-a tras concluzia că în permanență se produc celule noi într-o zonă de creștere

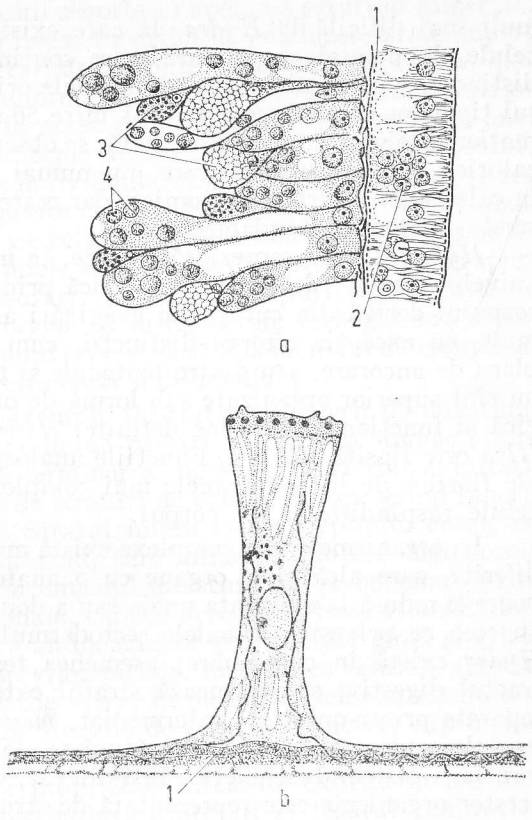


Fig. 3—10. a) Secțiune prin regiunea gastrică a peretelui corpului la *Hydra*; 1. fibre musculare la baza celulelor epidermice; 2. Celule interstițiale ce formează nematocisti; 3. celule secretoare din endoderm; 4. particule nutritive înglobate într-o celulă digestivă. *b*) Celulă epiteliomusculară (după L. Hyman, *The Invertebrates, Protozoa through Ctenophora*, McGraw-Hill, 1940, p. 374).

situată în apropierea bazei tentaculelor și că celulele îmbătrînite sînt distruse la baza corpului și la vîrfurile tentaculelor. Toate celulele, cu excepția celor care rămîn în zona de creștere, sînt deci împinse treptat spre locurile unde are loc distrugerea lor. Putem considera, așadar, că *Hydra* își menține forma într-un mod asemănător cu un vîrtej într-o apă; în cadrul unei structuri permanente, se formează neîncetat grupe de elemente celulare efemere, care se deplasează de-a lungul organismului, îmbătrînesc și, pînă la urmă, murind, părăsesc animalul.

Organele tridimensionale. La organisme ca *Volvox*, *Dictyostelium* și *Ulva*, se pot descrie în cîteva cuvinte aranjamentul și diferențierea fiecărui tip celular, poate fi explicată calea pe care s-a dezvoltat fiecare celulă și funcțiile sale pot fi puse în legătură cu activitățile majore exercitate de către organismul întreg. O asemenea încercare este

mult mai dificilă la *Hydra*, la care există aproximativ 10 tipuri de celule, la plantele superioare, care conțin cam 20 de tipuri celulare distincte, sau la animale ca artropodele ori vertebratele, la care numărul tipurilor celulare este cuprins între 50 și 100. Concomitent cu diferențierea celulară tot mai avansată, se observă și o complexitate organizatorică mai accentuată, care, nu numai că ridică probleme serioase în calea unei descrieri anatomice, dar marchează, în același timp, trăsăturile anatomice fundamentale.

Hydra și *Ulva* reprezintă ceea ce, în mod obișnuit, se definește ca „nivelul tisular" de organizare, adică principalele trăsături ale formei corpului derivă din cutări sau evaginări ale unor epitelii simple. Mai mult, cu excepția cîtorva distincții, cum ar fi cele dintre lamină și placa de ancorare, sau dintre tentacule și trunchi, celulele diferențiate nu sînt superior organizate sub formă de organe cu identitate morfologică și funcționalitate bine definite. *Hydra* este lipsită de creier, iar *Ulva* este lipsită de flori. Funcțiile analoage cu cele ale creierului sau ale florilor de la organismele mai complexe sînt îndeplinite de către celule răspîndite în tot corpul.

La organismele mai complexe există mult mai multe tipuri celulare diferite, care alcătuiesc organe cu o anatomie tridimensională ce nu poate fi redusă la existența uneia sau a două straturi de epitelii cutate. În ceea ce privește animalele, ectodermul și endodermul prezente la *Hydra* există în continuare; asemenea țesuturi căptușesc, de pildă, tractul digestiv, sau formează stratul extern al pielii. Ele sînt însă separate printr-un strat intermediar, *mezodermul*, care preia funcțiile vasculare, contractile și de legătură și, la vertebrate și echinoderme, formează sistemul scheletic. Într-adevăr, cea mai mare parte a masei acestor organisme este reprezentată de structuri mezodermice, iar majoritatea organelor care nu sînt exclusiv mezodermice au o origine mixtă, constînd, așa cum vom vedea în cap. 5, din asocieri ale mezodermului fie cu endodermul, fie cu ectodermul. Acest caracter mixt sporește complexitatea arhitectonică potențială a organismului și, totodată, este evident că posibilitățile care se creează astfel pentru interacțiunile fiziologice dintre diferite țesuturi în decursul creșterii sînt esențiale în conturarea formei finite a organismului. În mod asemănător, la plantele superioare, creșterea are un caracter tridimensional distinct, spre deosebire de dezvoltarea laminei la *Ulva* sau a structurii filamentoase la *Oedogonium*.

Din fericire, chiar și în aceste situații complexe, aranjamentul celulelor în straturi sau grupe distincte rămîne o trăsătură caracteristică. De exemplu, anatomia unui arbore poate fi descrisă, în linii mari, ca un ansamblu format din rădăcină, tulpină și frunze. O astfel de descriere se dovedește deosebit de utilă, deoarece aceste subunități definite anatomic posedă și semnificații funcționale: frunza este sediul fotosintezei, vîrful rădăcinii este sediul absorbției apei și a sărurilor minerale, iar rădăcina și tulpina îndeplinesc funcțiile de conducere și de suport pentru frunze. Anatomia și activitățile frunzei, rădăcinii sau tulpinii pot fi, la rîndul lor, examinate ca formă, aranjament și funcții ale celulelor din care se compun, dar și în acest caz, putem descrie structura unei frunze sau a unei tulpini sub forma unor straturi sau grupări de celule și nu referindu-ne la celulele individuale. Astfel, fața superioară și cea inferioară a frunzei sînt acoperite cu o epidermă, iar între aceste două straturi se află un strat gros de celule ce conțin cloroplaste și fascicule vasculare (p. 18). Practic, celulele sînt dispuse în straturi sau grupuri denumite în mod curent țesuturi. Diferitele țesuturi sînt reunite în asocieri funcționale numite organe și întregul este închegat sub forma unui organism care, în cazul unui arbore, se află la un nivel de complexitate de trei ori mai înalt decît celula individuală.

În cazul animalelor, un exemplu ilustrativ este oferit de intestinul unui vertebrat, în care ajunge hrana parțial digerată în stomac și are loc procesul absorbției, după terminarea digestiei. Ca și frunza, intestinul se compune dintr-o serie de straturi de celule, fiecare avînd funcțiile sale distincte (fig. 3-11). Stratul intern este un epiteliu cutat, cu celulele dispuse pe un singur rînd, care formează procese digitiforme numite vilozități, ce atîrnă în lumenul intestinului, și buzunare glandulare, numite glande intestinale, care se deschid la baza vilozităților. Absorbția monozaharidelor, a aminoacizilor și a acizilor grași și glicerinei se desfășoară în celulele vilozităților, în timp ce celulele glandulare secretă o serie de enzime digestive. În jurul glandelor intestinale și în interiorul vilozităților sînt straturi de țesut conjunctiv, cuprinzînd celulele ce sintetizează colagen. Colagenul se prezintă sub forma unor fibre extracelulare, ale căror proprietăți mecanice explică în cea mai mare parte elasticitatea intestinului. Epiteliul și țesutul conjunctiv asociat alcătuiesc un strat morfologic distinct numit mucoasă, separat printr-o pătură musculară subțire de un alt strat de țesut conjunctiv, *submucoasă*. Aceasta din urmă este înconjurată de două straturi de celule musculare netede, unul cu celulele dispuse longitudinal, care prin contracție scurtează intestinul, și celălalt cu celulele dispuse circular, care îl strîmtează. Aceste două straturi realizează omogenizarea hranei și amestecarea ei cu enzimele digestive și, în cele din urmă, împing amestecul parțial digerat spre partea posterioară a tractului digestiv. Un alt strat de țesut conjunctiv, peritoneul (învelișul exterior rezistent al intestinului), înconjură mușchiul neted al intestinului și, prin intermediul mezenterelor* îl suspendă în cavitatea abdominală. Întregul complex de structuri este străbătut de vase de sînge și limfatice și mai

* Mezenterele sînt formațiuni conjunctive peritoneale care leagă organele de peretele abdominal posterior.

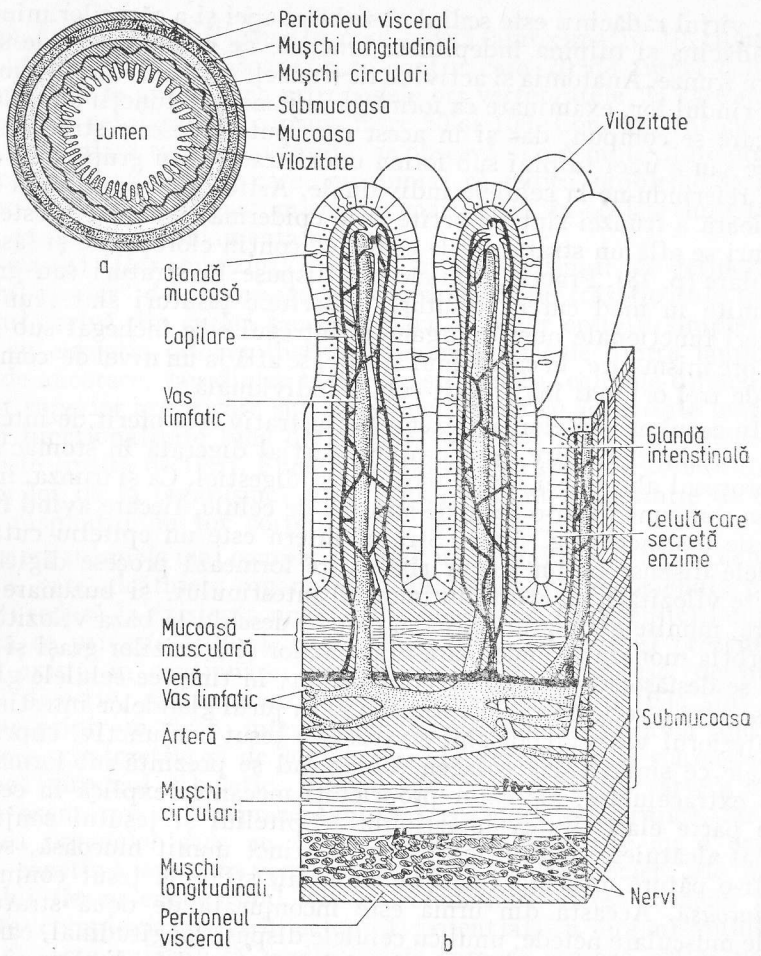


Fig. 3—11. Secțiune schematică prin intestinul subțire al unui mamifer (după C.A. Villee, W.F. Walker și F.E. Smith, *General Zoology*, Saunders, 1963, p. 487).

ales mușchii sînt legați de un plex nervos. Toate aceste straturi și tipuri celulare componente sînt indispensabile pentru activitatea intestinului, ca organ digestiv.

Pentru a examina organismul din punct de vedere funcțional trebuie să luăm în considerare poziția, forma, funcțiile și conexiunile intestinului cu toate celelalte subunități multicelulare. Intestinul uman a fost

descris cu exactitate încă din secolul al XVI-lea, de către medicul și anatomistul Vesalius, iar anatomia sa era probabil în mare parte cunoscută și mai înainte. Sucurile digestive secretate de glandele epiteliale ale unui organ alăturat, și anume stomacul, au fost recoltate de către Spallanzani, în 1790, prin ingeniosul procedeu al înghițirii unui burete legat cu un fir, care apoi era tras afară. Odată obținute sucurile gastrice, Spallanzani a putut demonstra capacitatea lor de a produce hidroliza alimentelor. Așadar, concepția corectă despre structura de ansamblu și despre o parte a funcțiilor acestor organe s-a conturat cu cel puțin două secole *înainte de descoperirea structurii lor celulare*.

Cele de mai sus nu urmăresc să minimalizeze studiul plantelor și al animalelor din punctul de vedere al structurii lor celulare. Vrem numai să indicăm limitele practice ale unei astfel de analize și să subliniem importanța asocierilor funcționale de populații celulare mari, în formarea țesuturilor și a organelor. Analiza la nivel de organ este o etapă indispensabilă în înțelegerea structurii și funcțiilor organismelor pluricelulare. Pentru a explica mecanismele prin care un organ cum este frunza sau intestinul își îndeplinește funcțiile sale, este necesar însă ca pînă la urmă să analizăm diferențierea, aranjamentul și activitățile celulelor individuale.

În sfîrșit, trebuie să reafirmăm concepția după care celula este „numitorul comun" al organismelor pluricelulare. Diversitatea organismelor se manifestă evident la nivelul subunităților lor multicelulare: organele vertebratelor se întîlnesc numai la vertebrate, iar alte organisme, cum sînt arborii, au componentele lor pluricelulare proprii, caracteristice, care nu există, de exemplu, la vertebrate. Lăsînd la o parte acest fapt, ierarhia nivelelor organizării anatomice se observă la toate organismele pluricelulare care sînt alcătuite din cel puțin cîteva sute de celule. Pînă cînd nu examinăm organismele la nivelul celulei individuale, nu ne putem da seama de faptul că ele au o bază structurală comună.

PLURICELULARITATEA CA STRATEGIE ADAPTATIVĂ

Trebuie acum să ne punem problema semnificației organizării pluricelulare ca instrument strategic ce permite organismelor să-și consolideze situația într-o lume, care probabil că a fost dominată de microorganisme în momentul apariției lor, așa cum, într-o măsură considerabilă, este și în prezent. Problema nu poate fi rezolvată ținînd seama doar de avantajele oferite de specializare, diferențiere și comunicare intercelulară; aceste avantaje pot fi obținute și de organismul unicelular, prin exploatarea arhitecturii moleculare, așa cum se întîmplă, în ciuda limitelor dimensionale, în cazul celor mai complexe protozoare ciliate. Trebuie, în plus, să descoperim eventualele căi pe

care acest tip de organizare le deschide evoluției vieții. Deoarece nu dispunem de exemplare pluricelulare primitive, sîntem obligați să analizăm formele actuale și, examinînd distribuția și performanțele lor, să încercăm să înțelegem ce a determinat succesul lor.

Pare evident că această problemă trebuie analizată separat pentru plante și separat pentru animale. Deși există excepții importante (de exemplu, ciupercile), plantele sînt în general organisme fotoautotrofe; ele au față de mediul înconjurător cu totul alte cerințe decît animalele heterotrofe. Aproape toți biologii sînt înclinați să admită că apariția pluricelularității s-a datorat unor evenimente evolutive distincte în cele două cazuri; de fapt, este foarte posibil ca pluricelularitatea să aibă chiar mai multe origini.

Distribuția plantelor autotrofe scoate la iveală anumite fapte semnificative. Mediul terestru este dominat de plante pluricelulare, în timp ce în mediile marine aceste organisme nu s-au bucurat de același succes. Volumul mare al fotosintezei marine (care, la rîndul său, explică cel puțin jumătate din fixarea dioxidului de carbon din atmosferă) este realizat de alge unicelulare, în special diatomee și dinoflagelate (p.58). Algele pluricelulare roșii, brune și verzi se întîlnesc mai cu seamă la adîncimi mici, pe platforma continentală; contribuția lor la biomasa totală a oceanelor este nesemnificativă, cu toate că ele predomină în apropierea uscatului. Aceste fapte s-ar putea explica presupunînd că plantele unicelulare prosperă acolo unde toate necesitățile vitale sînt satisfăcute de un singur mediu de viață, în timp ce formele pluricelulare au tendința să predomine acolo unde pot trage foloase din talia lor mai mare și din capacitatea consecutivă de a exista în mai multe medii de viață. Organizarea pluricelulară pare să fi fost, într-adevăr, cea mai bună cale de sporire a dimensiunilor. Putem cita două considerații în acest sens: mai întîi, nu se cunoaște nici un organism unicelular de talie realmente mare, ceea ce sugerează că există considerente practice decisive pentru care acestea nu s-au dovedit eficiente: în al doilea rînd, există motive teoretice să credem că nici n-ar fi putut să fie eficiente. Cu cît o celulă este mai mare, raportul dintre suprafața și volumul său scade. În cazul unei celule foarte mari suprafața celulei, importantă în schimburile cu mediul înconjurător, ar deveni insuficientă. În plus, nucleul ar trebui să ajungă la dimensiuni neobișnuite pentru a mai putea asigura sintezele necesare volumului mare de citoplasmă, ceea ce, fără îndoială, ar avea urmări grave asupra mecanismului diviziunii și asupra sistemului genetic.

La plante, în mod deosebit, se poate constata că mărirea dimensiunilor a oferit avantaje considerabile în situațiile în care ele au organe situate în mai multe medii de viață, spre deosebire de microorganisme, la care rapiditatea exploatării mediului este avantajul adaptativ major. De aceea, largul oceanelor este un bun mediu pentru planta unicelulară (cap. 2, p.59). Lumina străbate ușor apa limpede a oceanului și, în multe locuri, CO_2 și elementele minerale există în cantități corespunzătoare. În fine, densitatea apei mării nu este semnificativ diferită de cea a citoplasmei, iar diferențele sînt ușor compensate prin anumite adaptări ale celulei, care o ajută să plutească. Diatomeele și dinoflagelatele marine posedă adesea spini complicați, picături de ulei în citoplasmă sau alte sisteme de plutire, mai ales în regiunile tropicale, în care densitatea apei marine este scăzută, datorită temperaturii ridicate. În situația aceasta, în care starea pluricelulară nu pare să ofere nici un avantaj, formele unicelulare, cu creștere mai rapidă, predomină.

Succesul relativ al pluricelularității pe platforma continentală se datorează unui complex foarte special de necesități și posibilități. Elementele minerale se găsesc în cantități constante în multe din aceste regiuni, datorită interacțiunii curenților oceanici cu uscatul și cu apele curgătoare, astfel încît un organism care își poate fixa rădăcinile în substrat va beneficia de avantajele nete. Totuși, turbiditatea apei, datorată valurilor, ca și umbra produsă de celelalte plante fac ca plantele ce se pot ridica spre suprafață rămînînd fixate prin rădăcină, pe substrat, să fie avantajate. Pentru acest motiv, dimensiunile mari la care se poate ajunge prin pluricelularitate reprezintă un avantaj.

Plantele terestre se află în cu totul altă situație decît cele acvatice. Ele trebuie să pătrundă în substrat pentru a obține apa și elementele minerale, ceea ce le-ar împiedica să beneficieze de energia luminoasă. De aceea, plantele fotoautotrofe terestre trebuie să ocupe două medii în același timp, întreținînd un aparat fotosintetic de captare a cuantelor de lumină acolo unde apa nu este disponibilă și un sistem de absorbție a apei, acolo unde nu ajunge lumina. Ca și în cazul algelor marine fixate de substrat, pentru a duce o asemenea existență în două medii, este necesară creșterea în dimensiuni a organismului, ceea ce este posibil prin organizarea pluricelulară. Acest fapt este confirmat de constatarea surprinzătoare că peste 99% din biomasa fotosintetizatoare din majoritatea regiunilor terestre se compune din plante pluricelulare.

Această explicație nu se poate aplica însă plantelor heterotrofe, cum sînt ciupercile pluricelulare, care absorb elementele nutritive din mediul organic bogat în care trăiesc. S-ar putea ca necesitatea diseminării sporilor, despre care am mai vorbit în legătură cu mixomicetele (p.86), să reprezinte factorul hotărîtor. Majoritatea ciupercilor se hrănesc pe seama unor organisme vii sau moarte, sau cu substanțele organice din sol. Pentru diseminarea sporilor, ciupercile se ridică la suprafața substratului în care sînt înglobate și formează corpuri de fructificare complexe (fig. 3-12). Majoritatea reprezentanților clasei *Phycomycetes*, una din cele trei clase de ciuperci, nu ajung pînă la starea pluricelulară tipică în stadiul lor vegetativ. Hifele lor tubulare ramificate nu sînt subîmpărțite în celule, ci conțin o citoplasmă comună plurinucleată.

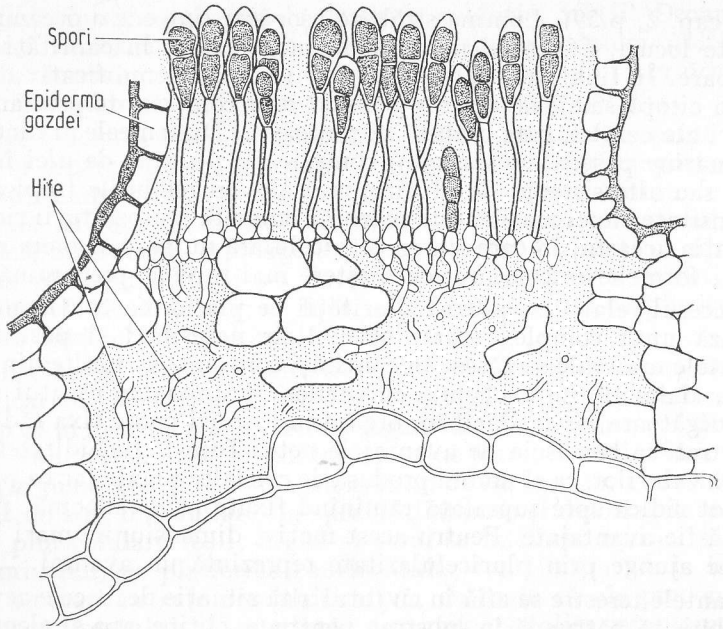


Fig. 3—12. Secțiune frontală printr-un stadiu de fructificare la *Puccinia graminis* (rugina grîului). Ciuperca produce spori care vor fi eliberați prin ruperea epidermei, iar părțile vegetative (hifele) rămîn înglobate în țesutul frunzei (după G.M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. I, 2nd ed., McGraw-Hill, 1955, p. 501).

La *Ascomycetes*, pereții de separație dintre celulele adiacente sînt adesea perforați, permițînd amestecarea citoplasmelor și, ocazional, a nucleelor, în timp ce la *Basidiomycetes*, hifele cuprind mai multe celule separate. Chiar și la *Phycomycetes* și la *Ascomycetes*, corpurile de fructificare sînt strict pluricelulare. Așadar, cu toate că și o structură sincițială, prezentînd toate caracteristicile pluricelularității, cu excepția pereților despărțitori, permite o mărire considerabilă a taliei, totuși diferențierea necesară în vederea ocupării altui mediu și diseminării sporilor este întotdeauna însoțită de separarea completă a celulelor.

Animalele, a căror nutriție este heterotrofă, urmează o cale diferită. Pentru ele dimensiunile mari oferă avantaje nu pentru că le permit să exploateze mai multe medii de viață, ci pentru că le permit o exploatare mai eficientă a unui singur mediu. Majoritatea organismelor heterotrofe unicelulare se hrănesc prin absorbția activă a unor particule de hrană relativ mici. Multe din acestea sînt de dimensiuni moleculare, iar ingerarea este, în esență, un proces de transport activ. Altele se hrănesc prin fagocitarea unor particule de dimensiunile bacteriilor,

dar nivelul la care mediul poate fi exploatat pentru obținerea „hranei vitale" este întotdeauna scăzut, deoarece, în cazul celor mai simple mecanisme de nutriție, prada trebuie să fie mult mai mică decît consumatorul. Pluricelularitatea oferă o gamă dimensională mult mai largă de prăzi potențiale și pare probabil că aceasta a dus la prosperarea noului mod de organizare.

Excepția evidentă de la aceasta este reprezentată, bineînțeles, de animalul parazit. Un număr destul de mare de organisme au reușit să se folosească de condițiile de hrană oferite de țesuturile plantelor și animalelor pluricelulare, rămînînd destul de mici pentru a trăi pe seama acestora, fără a afecta direct viabilitatea gazdei. În cazul protozoarelor, acesta este singurul mod în care ele se pot hrăni cu animale mai mari, dar există și numeroase plante și animale pluricelulare care sînt parazite. În general, acestea sînt destul de îndeaproape înrudite cu organismele libere, mult mai numeroase, ceea ce duce la concluzia că parazitismul a apărut la aceste forme mult după stabilirea tipului pluricelular de dezvoltare și funcționalitate.

ORIGINEA EVOLUTIVĂ A PLURICELULARITĂȚII

Din motive pe care le-am amintit deja, am ocolit pînă acum problema modului în care au luat naștere organismele pluricelulare, preferînd să explorăm mai întîi avantajele adaptative ale acestora. Nu putem părăsi însă problema originii pluricelularității fără a face cîteva considerații asupra acestui aspect.

Cei mai mulți botaniști admit că plantele pluricelulare au luat naștere din precursori unicelulari, probabil de tipul algelor verzi flagelate. Grupele actuale Bryophyta și Tracheophyta s-au format, probabil, dintr-o algă verde pluricelulară filamentoasă, ramificată, cu identitate neprecizată; algele brune și cele roșii ar putea avea origini unicelulare complet diferite. La baza tuturor ipotezelor stă presupunerea că pluricelularitatea s-a dezvoltat la plante pe baza tipului de coeziune ce se observă la *Volvocales*, adică pe baza imposibilității celulelor de a se separa între ele în urma diviziunii.

Concepția clasică despre originea metazoarelor (animalele pluricelulare) acceptă un proces similar. Cele trei grupe primitive de metazoare sînt: spongierii (Porifera), celenteratele și viermii plați (Plathelminthes.) Din cauza deosebirilor lor față de celelalte două încrengături și a legăturilor lor evidente cu unele flagelate (choanoflagelate), spongierii sînt considerați în prezent ca avînd o origine separată de a celorlalte metazoare (fig. 3-13). Celenteratele (fig. 3-14) prezintă un stadiu larvar (*planula*) ce dezvăluie interesante asemănări cu unele tipuri de alge „coloniale", iar unii viermi plați nu se îndepărtează prea mult de această formă. De aceea, se admite, în general, că strămoșul

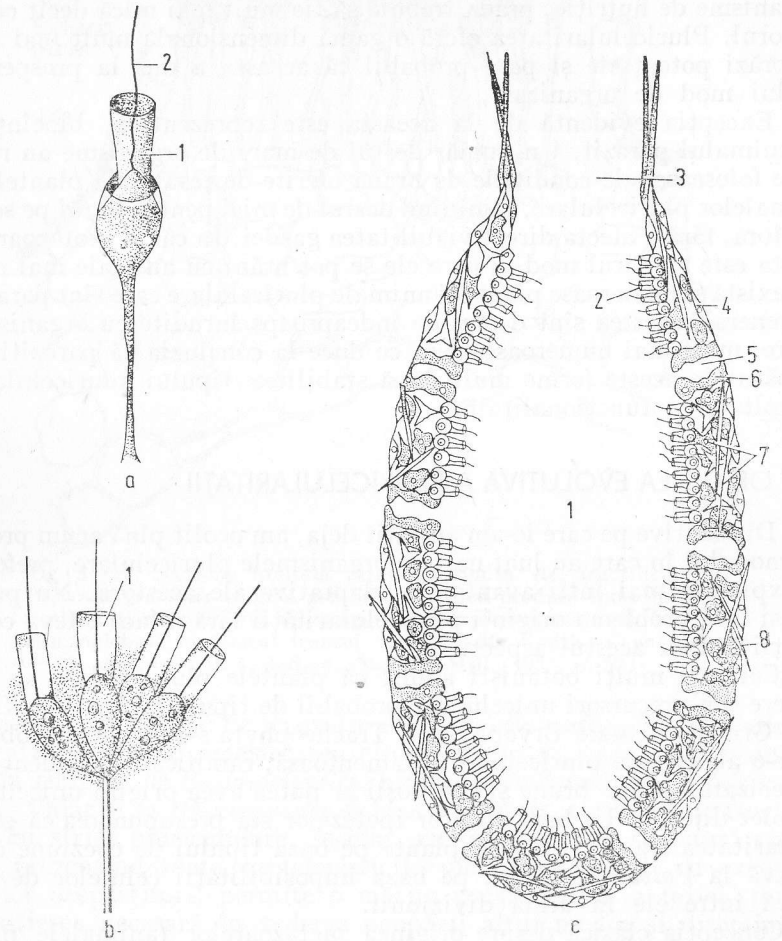


Fig. 3—13. a și *b*) Choanoflagelate individuale și coloniale; se observă gulerul (1) și flagelul (2), care caracterizează aparatul nutritiv la acest grup de protozoare. *c*) Reprezentare schematică a unui spongier simplu, cu spongocel (1), căptușit cu choanocite (2), oscul (3), epidermă (4), pori (5), porocite (6), celule mezenchimatoase (7) și spiculi (elemente scheletice, 8). Flagelii choanocitelor produc un curent de apă care pătrunde prin pori și iese prin oscul (după L. Hyman, *The Invertebrates, Protozoa through Ctenophora*, McGraw-Hill, 1940, p. 108 și 289).

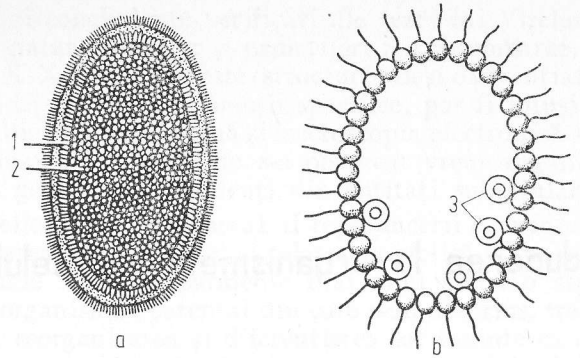


Fig. 3—14. a) Planula (larva) unui celenterat hidroid viu cu ectoderm (1) și endoderm (2), care pe parcursul dezvoltării se va organiza după tipul de la *Hydra*. *b*) Strămoș flagelat ipotetic al planulei, cu celule germinative (3) plasate în poziția endodermului. De notat asemănarea cu *Volvox* (după L. Hyman, *The Invertebrates, Protozoa through Ctenophora*, McGraw-Hill, 1940, p. 251).

celenteratelor și al viermilor plați și, de aici, al celorlalte animale pluricelulare, ar fi un organism de tipul planulei, derivat, la rîndul său, dintr-un agregat, necunoscut în prezent, de flagelate nefotosintetizante.

Un alt punct de vedere consideră că agregarea formelor unicelulare nu ar avea nici o legătură cu originea metazoarelor și că pluricelularitatea la animale s-a dezvoltat prin *celularizarea* unor celule plurinucleate. Protozoarele ciliate, așa cum am arătat în cap. 2, manifestă adesea această condiție multinucleată și, într-adevăr, au ajuns la o mare complexitate. Unii viermi plați *(Acoela)* sînt ei înșiși organisme sincițiale, adică, cu excepția gameților (care sînt celule complete), organismul adult constă în întregime dintr-o citoplasmă comună, nedivizată, cu numeroase nuclee. Pe baza asemănărilor dintre anumite ciliate multinucleate și viermii plați din grupul *Acoela*, s-a sugerat că cei din urmă ar reprezenta forme intermediare între starea uninucleată și cea pluricelulară. Concepția celularizării este însă infirmată de faptul că și viermii plați *Acoela* parcurg în cursul dezvoltării lor o serie normală de clivări și că numai ulterior își pierd separațiile dintre celule.

Asemenea controverse cu privire la căile evolutive *specifice* sînt greu de rezolvat. Cum dovezile paleontologice privind formele de trecere lipsesc, controversele se nasc întotdeauna atunci cînd ipotezele nu pot fi verificate.

4

Reproducerea la organismele pluricelulare

În anumite perioade ale vieții, fiecare organism cheltuiește o mare parte din timpul și energia sa cu scopul de a lăsa descendenți. Selecția naturală explică acest lucru prin faptul că genomul unui organism care nu se reproduce, se pierde definitiv prin moartea individului. Mecanismele procesului de reproducere variază considerabil la speciile de organisme pluricelulare și pot, chiar, să îmbrace forme alternative la una și aceeași specie. În ciuda acestei variații, pot fi stabilite unele caractere generale ale reproducerii, care, fiind evidente, sînt adesea trecute cu vederea; ele sînt însă fundamentale și analiza noastră ar fi cu totul incompletă dacă nu le-am enunța explicit.

Unul dintre ele constă în faptul că reproducerea implică desprinderea din individ a unor „fragmente" viabile. La unele organisme, cum sînt majoritatea plantelor superioare, unele generații de descendenți pot rămîne ca paraziți ai plantei mamă. La altele, cum ar fi gramineele cu reproducere vegetativă, ca și la numeroase briozoare, celenterate și tunicate, o clonă de indivizi poate rămîne asociată fizic cu organismul parental, sub forma unei colonii. Asemenea situații demonstrează faptul că reproducerea, ca și celelalte activități ale organismelor, s-a modificat pe anumite căi, pentru a satisface anumite exigențe adaptative speciale. În ciuda unor excepții remarcabile, în majoritatea cazurilor, prin reproducere se înțelege producerea unor descendenți fizic independenți.

O a doua trăsătură generală se referă la faptul că fragmentele viabile care vor da naștere descendenței sînt de natură celulară. După cum vom arăta pe scurt, ele sînt uneori structuri pluricelulare, dar cel mai adesea, celule unice. De mare importanță este faptul că nu sînt niciodată subcelulare. Cu mai bine de un secol în urmă, s-a enunțat pentru prima dată explicit teza, cunoscută sub numele de teza lui Virchow, după care celulele se formează întotdeauna numai din celule preexistente. Una

dintre cele mai concludente verificări ale tezei lui Virchow a constat în elucidarea naturii sporilor și gameților. S-a demonstrat, în decursul secolului al XIX-lea, că aceste structuri, deși diferențiate pronunțat în vederea îndeplinirii unor funcții specifice, pot fi totuși considerate ca celule, iar biochimia modernă și microscopia electronică au confirmat această concluzie. Niciodată nu s-a observat vreun organism pluricelular care să genereze descendenți din entități subcelulare.

Un al treilea caracter general al reproducerii este interdependența sa cu dezvoltarea organismului și relația sa ciclică cu acesta. Deoarece celulele sexuale sînt necesarmente mai mici și cu o structură mai simplă decît organismul parental din care s-au desprins, trebuie să aibă loc creșterea, reorganizarea și diferențierea lor înainte ca ei să ajungă la capacitate reproductivă. Așadar, în ciclul vital al individului, dezvoltarea este o condiție indispensabilă reproducerii, după cum reproducerea, la rîndul său, impune descendenților necesitatea creșterii și a diferențierii ulterioare.

Aceste trei generalizări pot fi ilustrate prin examinarea originii celulare și a formei inițiale a descendenților la o serie de organisme.

FORME DE REPRODUCERE

În forma cea mai simplă, la microorganisme, ciclul de reproducere și dezvoltarea constau în diviziunea celulară precedată de o perioadă de sinteză și însoțită de dublarea tuturor componentelor structurale ale celulei. Procesul se încheie odată cu separarea celulelor fiice una de alta. În mod similar, la nivel pluricelular, un vierme plat, cum este *Planaria*, se poate reproduce strangulîndu-se în regiunea de mijloc a corpului și formînd două mase de celule, una purtînd capul și cealaltă păstrînd coada; în cele din urmă, cele două mase de celule se separă una de alta. În cîteva zile, fiecare jumătate regenerează structurile ce-i lipsesc, devine capabilă de hrănire și de creștere și reia întregul proces.

Deși fisiunea planariei și diviziunea celulară a unui organism unicelular sînt fenomene foarte diferite, ambele manifestă trăsăturile esențiale ale reproducerii. În ambele cazuri dintr-un individ provin doi indivizi independenți. Pe lîngă aceasta, descendenții, înzestrați cu jumătate din masa și structura organismului parental, sînt morfologic incompleți și trebuie să treacă printr-o perioadă de sinteză și dezvoltare, înainte de a fi pe deplin capabili de a se reproduce la rîndul lor.

La majoritatea organismelor pluricelulare, organismul parental nu este prea darnic în a-și înzestra descendenții cu echipamente complete, preformate (în același timp, părintele își păstrează identitatea la

încheierea procesului). Ca urmare, în perioada următoare de dezvoltare, sînt mult mai multe de realizat decît în cazul planariilor. Deși forma inițială a descendenților variază în mare măsură de la un organism la altul, din punctul nostru de vedere putem distinge două categorii: 1) forme de reproducere pluricelulare (muguri), despre care am mai amintit în cap. 3 *(Volvox* și *Hydra)* și 2) structuri unicelulare (spori și gameți).

Reproducerea prin muguri multicelulari mai este ilustrată și de o serie de plante cu flori. De exemplu, căpșunul produce la suprafața solului anumite tulpini speciale numite *stoloni*, care se îndepărtează de plantă prin creșterea și proliferarea celulelor de la vîrful lor. La o distanță de cîteva zeci de centimetri, stolonul generează rădăcini și dintr-un punct alăturat se poate forma un mugure, care va da naștere unei tulpinițe cu frunze (fig. 4-1). Tulpina inițială, care a produs noua plantă, se poate usca, sau se poate rupe, prin aceasta producîndu-se o separare a descendentului de planta mamă.

Unele celenterate marine înrudite cu *Hydra* se numără printre numeroasele exemple de animale sesile, care se pot reproduce prin muguri multicelulari, formînd colonii. Organismul emite un stolon alcătuit din ectoderm și endoderm iar între ele mezoglee; stolonul crește pe stînci, sau pe alt substrat, pe care este fixat animalul. El se ramifică periodic și fiecare ramură dă naștere unui nou individ (fig. 4-2).

Formarea de stoloni este numai un exemplu din numeroasele forme de reproducere prin structuri multicelulare vegetative ce se întîlnesc la plantele superioare. La unele plante se formează tulpini subterane, iar din acestea pot rezulta rădăcini adventive așa cum se întîmplă în mod caracteristic la cartof, la care, pe tubercul se formează tulpinițe, tuberculul fiind o regiune dilatată a tulpinii ce servește ca depozit de hidrați de carbon. La ferigi și la numeroase graminee, o tulpină subterană *(rizom)*, analoagă cu stolonul, poate da naștere atît la frunze noi,

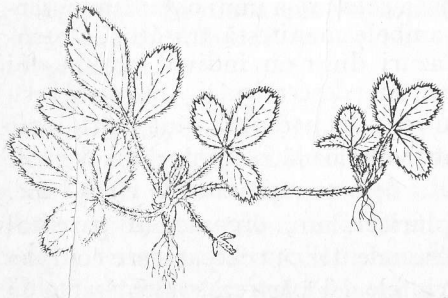


Fig. 4—1. Înmulțirea prin stoloni la căpșun (după V.A. Greulach și J.E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 414).

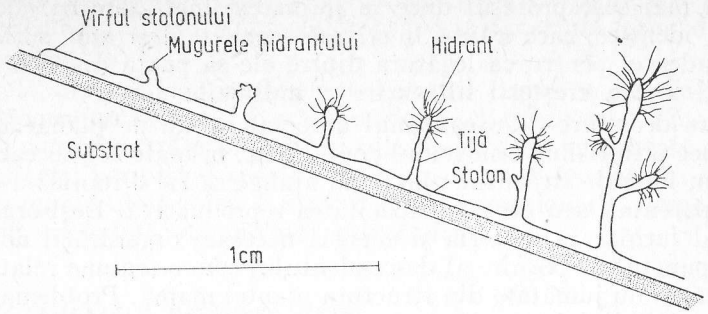


Fig. 4—2. Reproducere a unui stolon la celenteratul *Cordylophora* (după C. Fulton, în *The Biology of Hydra*, H.M. Lenhoff și W.E. Loomis, eds., Univ. Miami Press, 1961, p. 288).

cît și la rădăcini adventive. La zmeur și la tufele de *Forsythia*, cînd o tulpină cu frunze se apleacă și atinge solul cu vîrful, se formează rădăcini și tulpini noi. Bulbii, care sînt tulpini subterane suculente, caracteristice pentru lalele și brîndușe, ca și ansamblul de frunze cărnoase de la ceapă, pot forma ramuri care se detașează în continuare și duc o existență de sine stătătoare. La unele plante, ori de cîte ori o frunză atinge solul, se formează o tulpină și rădăcini (fig. 4-3). În majoritatea cazu-

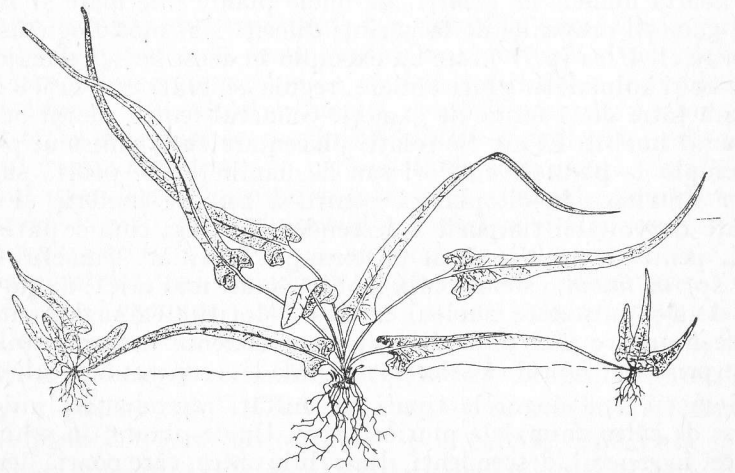


Fig. 4—3. Înmulțirea cu ajutorul vîrfurilor frunzei la o ferigă (după V.A. Greulach și J.E. Adams. *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 417).

rilor de mai sus, procesul duce la formarea unei „familii" de plante genetic identice, care trăiesc în strînsă asociere, deși sînt suficient de independente, pentru ca legătura dintre ele să poată dispărea, fără a împieta asupra creșterii ulterioare a indivizilor.

Spre deosebire de organismul unicelular, sau de planaria care se reproduce prin fisiune, individul nou format, în toate aceste cazuri, are un drum lung de străbătut pînă cînd ajunge să fie o replică a organismului parental, sau pînă la capacitatea reproductivă. Deși organismul parental furnizează materia și energia necesare organizării noului individ, punctul de pornire al descendentului este o regiune relativ neorganizată, și nu jumătate din structura plantei mamă. Problema generării de noi indivizi este încă și mai complicată. Cu puține excepții, toate organismele pluricelulare, inclusiv cele care iau naștere din unități reproductive multicelulare, pot produce și celule izolate, capabile să genereze descendenți. Aceste organisme există deci temporar, la nivelul de organizare al organismelor unicelulare și trebuie să parcurgă o perioadă de creștere, multiplicare celulară și diferențiere, prin care ele revin treptat la aranjamentul celular și la planul de organizare caracteristic individului competent reproductiv. Capacitatea organismului individual de a escalada treptele acestei complexități crescînde ridică o serie de noi probleme, care nu se pun în cazul microorganismelor.

Din motive pe care le vom prezenta pe scurt, majoritatea plantelor și animalelor pluricelulare combină funcția de reproducere din celule izolate cu funcția fuziunii sexuale. În aceste cazuri, celulele reproducătoare poartă numele de *gameți*. La unele plante inferioare și la protozoare, gameții proveniți de la părinți diferiți sînt morfologic asemănători între ei. *Ulva* (p.97) este un exemplu în acest sens. La majoritatea plantelor și animalelor pluricelulare, regula generală este însă o distincție clară între două forme de gameți. Gametul femel, numit *ovul*, este în general imobil. El are fie relații placentare cu organismul parental, de exemplu la plantele cu flori sau la mamifere, fie poartă suficiente rezerve nutritive în citoplasmă pentru a asigura materia și energia necesare dezvoltării timpurii a descendenților, așa cum se întîmplă la păsări, pentru a nu cita decît un exemplu familiar. Gametul mascul, numit *spermatozoid*, este o celulă mobilă, mult mai mică, avînd capacitatea de a-și introduce nucleul în ovul. Motilitatea și depozitarea de rezerve nutritive sînt două funcții esențialmente incompatibile și nu este surprinzător faptul că selecția naturală le-a separat în celule diferite.

Gameții sînt singurele tipuri de unități reproductive unicelulare produse de către animalele pluricelulare. Unele plante, în schimb, pot produce, în general, descendenți, din celule unice, care poartă denumirea de spori. Așa cum am arătat, termenul de *spor* este utilizat de către microbiologi pentru formele cu pereți îngroșați prin care organismele unicelulare pot supraviețui perioadelor neprielnice. U tilizarea aceluiași

termen pentru celulele reproducătoare asexuate ale plantelor pluricelulare reflectă faptul că, și în acest caz, sporii reprezintă forme durabile ale organismului.

Algele, ciupercile și unele plante terestre, cum sînt mușchii și ferigile, se înmulțesc într-o măsură considerabilă prin spori. Plantele cu flori, așa cum vom arăta pe scurt în cele ce urmează, maschează această potențialitate, permițînd sporilor să dea naștere la formațiuni mici, și anume grăunciorul de polen la mascul și sacul embrionar, la femelă, care nu ajung niciodată organisme independente.

MECANISMELE REPRODUCERII

Pornind de la aceste precizări asupra aspectelor generale și formelor reproducerii, vom putea examina acum cîteva mecanisme speciale de reproducere, în detaliu, fără a pierde din vedere trăsăturile fundamentale. Vom acorda o atenție specială diferențierii gameților, mecanismelor fuziunii sexuale și relațiilor complexe ale reproducerii cu mitoza, meioza și fecundarea.

Diferențierea gameților la animale

Examinarea detaliilor formării gameților la animale scoate la iveală cîteva cazuri semnificative de diferențiere a unor celule în vederea reproducerii.

Spermatozoizii sînt rezultatul transformării unor celule germinative localizate în testicule, în asociere cu mai multe alte tipuri de celule, printre care celule conjunctive ce conferă testiculelor individualitate fizică și diferite alte celule cu funcții accesorii speciale. La vertebrate (fig. 4-4 *b*), printre acestea se numără *celulele interstițiale*, care secretă hormonul numit *testosteron*, în perioadele de competență sexuală. Testosteronul stimulează dezvoltarea caracterelor sexuale secundare, cum sînt coarnele la cerb, penajul nupțial la păsări ca și alte accesorii destinate luptei și cuceririi partenerei. Pe lîngă celulele interstițiale, testiculul vertebratelor mai include și *celule Sertoli* — celule cu rol nutritiv, fagocitar și excretor și de care sînt atașați spermatozoizii maturi. Celulele germinative și celulele Sertoli se găsesc într-o serie de tubuli încolăciți în interiorul testiculului (fig. 4-4 *a*), iar celulele interstițiale sînt dispuse printre tubuli. Cînd sînt complet diferențiați, spermatozoizii sînt eliberați în lumenul tubulilor, prin care se deplasează spre un conduct care comunică cu mediul extern (anatomia detaliată a acestor ducte și a glandelor accesorii în care se depozitează, și unde sînt hrăniți spermatozoizii, diferă considerabil de la o grupă de animale la alta).

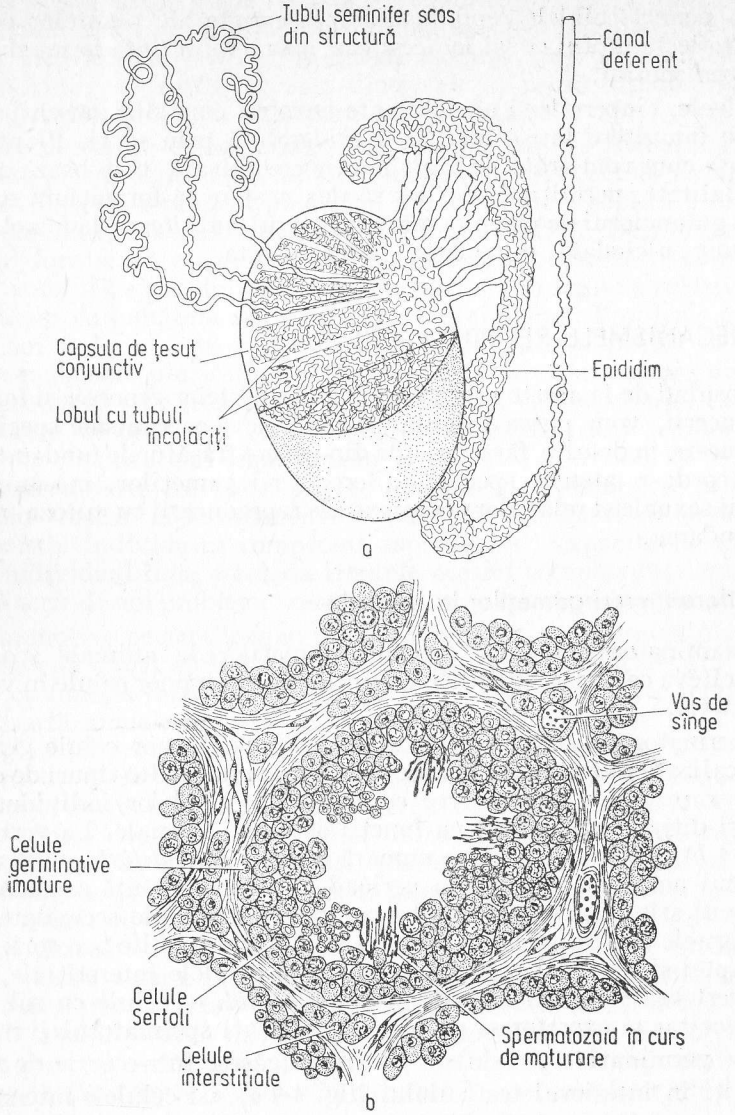


Fig. 4—4. a) Reprezentare schematică a testicululuí la mamifere; se observă tubulii seminiferi, dintre care unul a fost reprezentat în afara structurii pentru a se observa lungimea sa; ceilalți se află în poziția lor normală, încolăciți în cadrul lobulilor. *b*) Secțiune microscopică printr-un tubul seminifer (*a* după C.D. Turner, *General Endocrinology*, Saunders, 1948, p. 265; *b* după J.F. Fulton, *Textbook of Physiology*, 16th ed., Saunders, 1949, p. 1198).

În testicului matur, celulele germinative proliferează pe cale mitotică, menținînd, la numeroase animale, o rezervă constantă de celule diploide, din care se formează spermatozoizi. Periodicitatea cu care se diferențiază spermatozoizii diferă de la o specie la alta. La unele, spermatozoizii se produc sezonier, iar la altele, printre care și omul, ei se produc aproape continuu. Studiile efectuate asupra acestora din urmă, după fixare, secționare și colorare în vederea examenului microscopic, au arătat că pot fi prezente simultan celule germinative în toate stadiile de diferențiere, inclusiv spermatozoizii.

Diferitele forme celulare, vizibile în același preparat, aranjate într-o anumită ordine, fac posibilă reconstituirea succesiunii etapelor acestei diferențieri.

O celulă germinativă începe să se diferențieze în spermatozoid după ce are loc meioza. În urma meiozei, organitele citoplasmatice ale produselor haploide încep o serie de restructurări interesante. Centriolul, care, pînă acum, a servit ca centru de formare a fusului mitotic și a celui meiotic, rămîne intim asociat cu nucleul, dar, pornind de la el, se dezvoltă un flagel tipic, format din dublete periferice și o dubletă centrală care se dispun în lumenul flagelului. Mitocondriile, care fuseseră dispersate în citoplasma celulei germinative, se reunesc într-o masă compactă, care ia o formă spiralată în jurul bazei flagelului (fig. 4-5). De cealaltă parte a nucleului și în asociere cu aparatul Golgi, apare o veziculă în formă de calotă, numită acrozom, localizată în apropierea membranei nucleare. Nucleul este foarte compact și ia o formă caracteristică fiecărei specii, de cele mai multe ori alungită. Toată citoplasma se deplasează spre partea flagelară a celulei spermatice, astfel încît membrana celulară rămîne alipită de acrozom, nucleu, mitocondrii și, în cele din urmă, de flagel. Majoritatea citoplasmei care nu intră în această structură compactă părăsește spermatozoidul, lăsînd o celulă cu specializare înaltă, adaptată exclusiv funcției de introducere a nucleului mascul în ovulul imobil și, astfel, în abundentele rezerve nutritive ale acestuia.

Ovarul este organizat în vederea maturării unui număr mult mai mic de celule germinative decît testicolul. La vertebrate, el se prezintă, adeseori, sub forma unei mase ovale de celule, cu sau fără cavitate în interior, celulele germinative avînd tendința de a se dispune la periferie. Celulele germinative sînt considerabil mai mari decît alte celule, și anume ale țesutului vascular, conjunctiv, și decît celulele foliculare, pe care le vom descrie pe scurt (fig. 4-6 *a*). Ca și la mascul, începutul diferențierii celulei germinative este marcat de inițierea meiozei. Diviziunile meiotice urmează însă o cale complet diferită în acest caz, deoarece procesul se oprește la mijlocul profazei primei diviziuni meiotice. Cromozomii, care, pînă în acest moment,

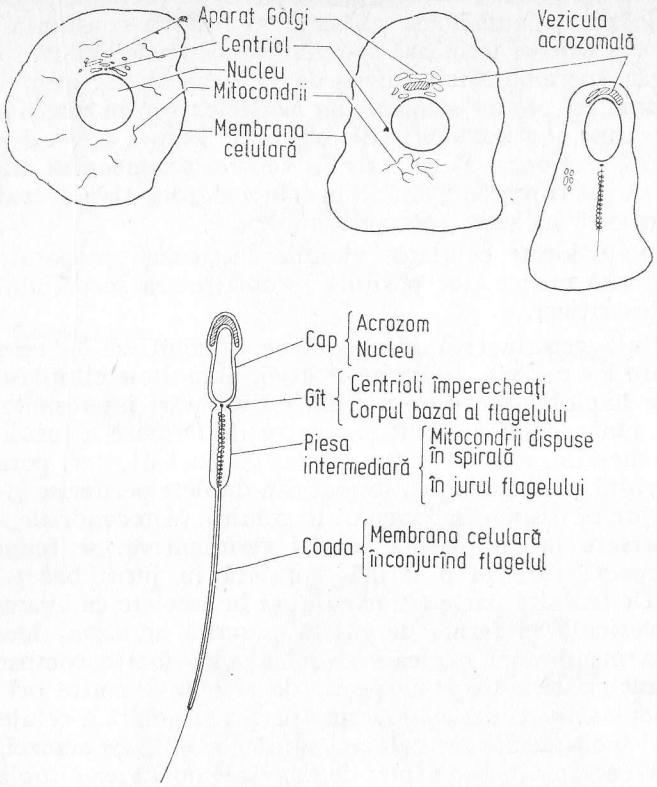


Fig. 4—5. Reprezentare schematică a diferențierii spermatozoizilor la animale.

au trecut prin procesul de conjugare și prin stadiile preliminare de scurtare, își întrerup pregătirile pentru diviziune. Ovulul intră acum într-o perioadă de creștere citoplasmatică, diferită în foarte mare măsură de la o specie la alta. În toate cazurile el se transformă într-o celulă neobișnuit de mare. În citoplasmă se depun cantități mari de acizi nucleici, glicogen, picături de grăsimi, proteine și proteine conjugate, care împreună alcătuiesc vitelusul. În cazurile extreme, cum se întîmplă cu ouăle păsărilor mari, procesul nu încetează decît atunci cînd oul ajunge de cîteva mii de ori mai mare decît celula germinativă nediferențiată.

În această fază, ovulul vertebratelor este prevăzut cu un strat epiteliform de celule foliculare, care probabil controlează transferul substanțelor din vasele de sînge ale ovarului în ovulul în creștere.

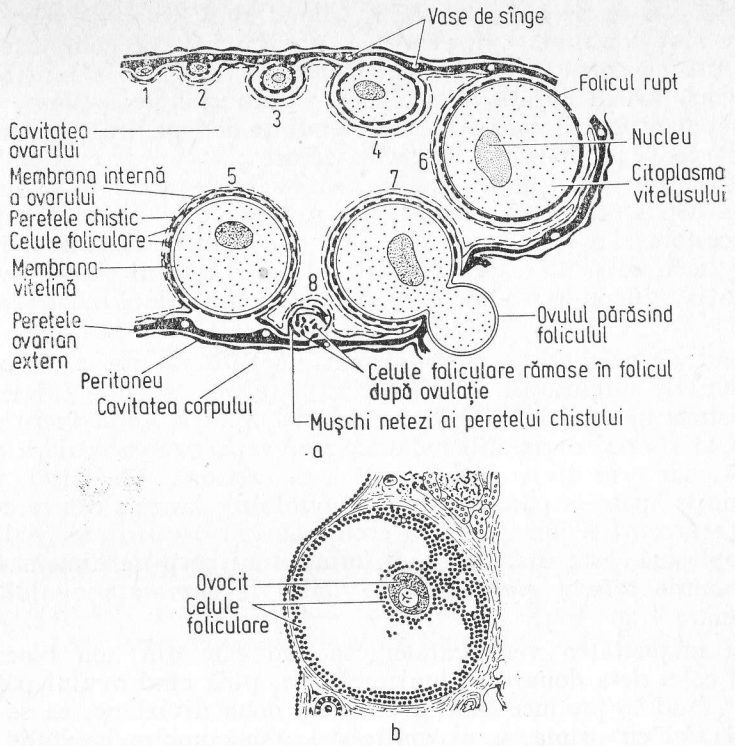


Fig. 4—6. a) Secțiune schematică printr-un lob al ovarului de broască. 1, 2, 3, 4 și 5 ilustrează stadii din creșterea foliculului ovarian; 6. începutul ovulației prin ruperea peretelui foliculului; 7. eliberarea ovulului din foliculul rupt; 8. foliculul în urma ovulației. *b*) Folicul izolat din ovarul unui mamifer; se observă reducerea considerabilă a dimensiunilor ovocitului în raport cu foliculul (după C.D. Turner, *General Endocrinology*, Saunders, 1949, p. 270 și 370).

Stratul de celule foliculare crește destul de repede, astfel încît el continuă să îmbrace ovulul pînă la sfîrșitul perioadei de creștere. La mamifere, care formează ovule neașteptat de mici și de sărace în vitelus, stratul de celule foliculare crește totuși considerabil. El învelește, la început o cavitate mare, plină cu lichid (fig. 4-6 *b*) și nu un ou încărcat cu vitelus, așa cum se întîmplă la alte vertebrate.

Numărul de ovule care se diferențiază simultan variază în funcție de o serie de factori, în decursul vieții organismului. La unii pești, cum este somonul, femela depune cîteva mii de ouă dintr-odată, către sfîrșitul vieții. Numeroși amfibieni depun cîteva sute de ouă în decurs

de cîteva zile în fiecare primăvară. Atunci cînd situațiile neprevăzute cu care sînt confruntați descendenții nu sînt atît de complexe, imaginea este cu totul alta, așa cum se poate constata la reptile, care depun ouă foarte bogate în vitelus, în cuiburi bine ascunse, sau la păsări și mamifere, la care se observă tendința de îngrijire a progeniturii. O găină poate produce cîte un ou în fiecare zi, timp de mai mulți ani. Dacă însă s-a împerecheat, maturarea ovulelor încetează și după ce găina a depus cca 10-12 ouă întreaga sa energie va fi consacrată clocirii acestora. La femeie se maturează, de obicei, un singur ovul în fiecare lună, dacă nu a avut loc fecundația. În cazul cînd a avut loc fecundația, diferențierea ovulelor se amînă pînă după nașterea copilului.

Cînd vitelusul este complet format, nucleul reia meioza. Rezervele nutritive ale vitelusului sînt însă destinate unei singure celule și nu sînt distribuite egal la cei patru produși haploizi. Acest lucru se realizează în timpul diviziunii meiotice prin repartizarea egală a cromozomilor, dar prin diviziunea inegală a citoplasmei. De obicei, primul fus meiotic apare la polul superior al ovulului, iar una dintre celulele fiice, care conține jumătate din cromozomi și o cantitate neglijabilă de citoplasmă, este dislocată sub forma unui corp de dimensiuni reduse, numit *primul globul polar*, vizibil la suprafața ovulului, relativ mare (fig. 4-7).

La majoritatea vertebratelor, meioza este din nou blocată în timpul celei de-a doua diviziuni meiotice, pînă cînd ovulul părăsește ovarul; cînd se produce însă și cea de-a doua diviziune, ea se desfășoară la fel cu prima, unul dintre cele două nuclee haploide fiind, din nou, dislocat, împreună cu o cantitate mică de citoplasmă (*al doilea globul polar*). Astfel, ovulul păstrează partea covîrșitoare a vitelusului iar minusculii globuli polari se pot dezintegra[15].

[15] Celulele sexuale tinere, nediferențiate (gonocite), parcurg o serie de transformări ca să devină apte pentru fecundație. Această evoluție a celulelor sexuale se numește *gametogeneză* și se subîmparte în *spermatogeneză*, cuprinzînd evoluția celulelor sexuale mascule, și *ovogeneză*, care definește evoluția celulelor sexuale femele.

În desfășurarea gametogenezei se disting următoarele perioade: de înmulțire, de creștere și perioada diviziunilor de maturație. Aceste perioade sînt comune ambelor feluri de celule sexuale. În plus, la celulele sexuale mascule, după perioada diviziunilor de maturație urmează încă o perioadă, în timpul căreia celula se transformă în spermatozoid: această perioadă se numește *spermiogeneză*.

În perioada de înmulțire celulele sexuale, numite *gonii* (*spermatogonii* pentru sexul mascul și *ovogonii* pentru sexul femel), au garnitura cromozomică diploidă (2n). În perioada de creștere spermatogoniile nu se mai înmulțesc și se numesc *spermatocite* de ordinul întîi. În timpul acestei perioade începe desfășurarea procesului de meioză, care va duce la reducerea la jumătate a numărului de cromozomi (n).

Ovogoniile în perioada de creștere capătă numele de *ovocite* de ordinul întîi; ele se caracterizează printr-o mărire considerabilă atît a masei de citoplasmă, cît și a nu-

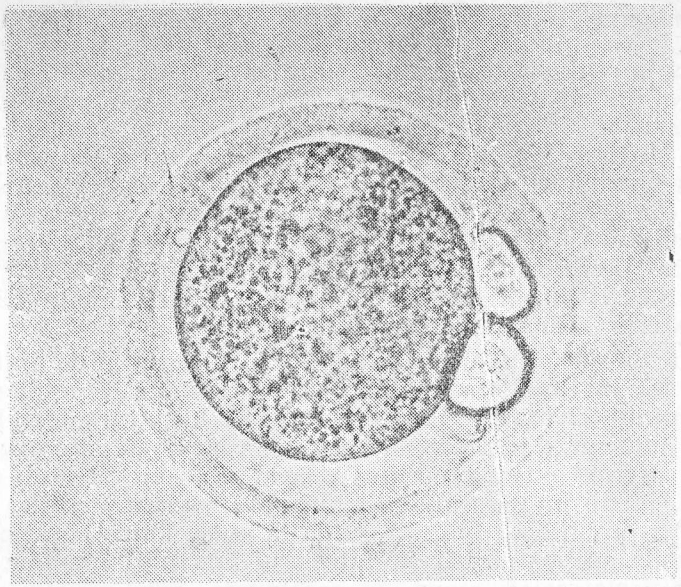


Fig. 4—7. Formarea globulilor polari la oul de șoarece (după T.W. Torrey, *Morphogenesis of the Vertebrates*, Wiley, 1962, p. 73).

cleului (în citoplasma ovocitului de ordinul întîi se acumulează substanțe complexe, numite figurativ vitelus).

În perioada de maturație se succed două diviziuni de maturație. Printr-o primă diviziun e de maturație — diviziune reducțională sau heterotipică — a spermatocitelor de ordinul întîi rezultă spermatocitele de ordinul al doilea. Acestea vor suferi a doua diviziune de maturație — numită diviziune ecuațională sau homotipică. Celulele fiice rezultate după a doua diviziune de maturație se numesc *spermatide* și fiecare primește 23 cromozomi. Urmează acum transformarea spermatidelor în spermatozoizi, perioadă numită *spermiogeneză*.

Ovocitele de ordinul întîi suferă prima diviziune de maturație din care rezultă două ovocite de ordinul al doilea, inegale ca mărime; una foarte mare, cu mult vitelus în citoplasmă, și alta foarte mică, cu puțină citoplasmă, fără vitelus, numită și *globul polar*. La a doua diviziune de maturație, rezultă un al doilea globul polar mic și o *ovotidă* enormă, conținînd tot vitelusul.

Prin urmare, în urma celor două diviziuni de maturație rezultă tot 4 celule, dar numai una singură este funcțională, și anume aceea care a păstrat cea mai mare parte din citoplasmă și tot vitelusul și 3 globuli polari, nefuncționali, care se distrug repede. În spermiogeneză însă toate cele 4 spermatide se transformau în spermatozoizi funcționali (*n. ed. rom.*).

Inseminarea

Ajuns la maturitate, ovulul este gata să părăsească ovarul. La majoritatea vertebratelor, eliberarea ovulului așteaptă un stimul specific, reprezentat de un hormon (hormonul luteotrop), secretat de către hipofiză. Deoarece ovulul este înglobat în țesuturile ovarului, eliberarea sa presupune dezintegrarea stratului de celule foliculare și a țesutului conjunctiv care separă foliculul de suprafața ovarului. Astfel are loc eliberarea ovulului din ovar (fig. 4-6 *a*), la multe specii fiind condus spre deschiderea oviductului prin mișcările cililor celulelor care căptușesc celomul. La alte animale, ovarele comunică direct cu mediul exterior, printr-un oviduct.

Soarta ulterioară a ovulului diferă de la un grup de animale la altul. La cele mai multe animale acvatice, printre care peștii și amfibienii, dintre vertebrate, el este împins de-a lungul oviductului prin contracții musculare și, împreună cu sute sau mii de alte ovule, este eliberat în mediul extern, unde, în același timp, sînt eliberați spermatozoizii de către un mascul. La animalele terestre (reptile, păsări, mamifere și, în special, insecte), ca și la unele forme acvatice, masculul depune spermatozoizii în interiorul tractului reproducător al femelei. Spermatozoizii ajung, în continuare, prin mișcări proprii, sau prin contracțiile musculare ale tractului reproducător, pînă în regiunea oviductului în care are loc fecundarea.

Fecundarea

La drept vorbind, gameții individuali nu sînt unități reproductive complete, cu excepția unor ovule care se pot dezvolta normal, fără participarea spermatozoizilor, fenomen cunoscut sub numele de *partenogeneză* și întîlnit la rotiferi, afide, albine etc. În general însă, gameții trebuie să se combine pentru a forma zigotul, de la care pornește dezvoltarea descendenților.

Interacțiunea dintre gameți, după ce ei ajung în contact direct, a fost cel mai bine studiată la unele nevertebrate marine, în special la arici-de-mare și la stele-de-mare, dintre echinoderme, care pot fi determinate să depună ouă în condiții de laborator, în vase cu apă de mare. În condiții naturale, aceste organisme se reproduc sezonier. Depunerea simultană a ovulelor și a spermatozoizilor se indică prin desfășurarea în lanț a acestui proces. Astfel, dacă un individ eliberează gameți în mediu, toți indivizii din apropiere vor face același lucru, așa încît în mediu se vor afla simultan ovule și spermatozoizi din abundență. Dacă se amestecă, experimental, suspensii de ovule și de spermatozoizi, se poate observa imediat cum spermatozoizii aderă la ovule, ori de cîte ori vin în contact. În scurt timp, învelișul gelatinos,

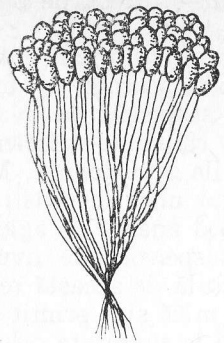


Fig. 4—8. Spermatozoizi de la un echinoderm, aglutinați în apă care conține ovule (după A. Tyler, în *Analysis of Development*, B. Willier, P. Weiss și V. Hamburger, eds., Saunders, 1955, p. 187).

caracteristic ovulelor echinodermelor, ajunge să conțină sute de spermatozoizi aderenți, în timp ce spermatozoizii care nu au intrat în contact cu ovulul se mișcă încă liberi în apropiere.

Prima etapă în înțelegerea naturii acestei interacțiuni s-a datorat lui R.S. Lillie, care, în 1913, a studiat efectul unei suspensii de ovule (apă de mare în care un mare număr de ovule au fost menținute nefecundate) asupra spermatozoizilor. Dacă se decantează suspensia de ovule, iar apa lipsită de ovule este amestecată cu o suspensie de spermatozoizi, aceștia se aglutinează imediat, formînd mici aglomerări de spermatozoizi imobili (fig. 4-8). Spermatozoizii aglutinați își pierd capacitatea de fecundare. Pe de altă parte, reacția de aglutinare este specifică. Astfel, filtratul unei suspensii de ovule de la o anumită specie aglutinează eficient spermatozoizi de la aceeași specie și mult mai slab spermatozoizi de la alte specii, cu care, în mod normal, specia respectivă nu formează hibrizi.

Analizele chimice au demonstrat că agentul activ care determină aglutinarea este o moleculă glicoproteică cu masă moleculară destul de mare. Preparate aproape pure din această substanță, numită *fertilizină*, s-au putut obține prin dizolvarea învelișului gelatinos al ouălor de arici-de-mare. Învelișul gelatinos se poate dizolva treptat în apă de mare obișnuită, proces în urma căruia apare fertilizarea solubilă într-o suspensie de ovule.

Adsorbția spermatozoizilor la învelișul gelatinos se datorește, probabil, combinării lor directe cu fertilizină încorporată în învelișul gelatinos al ovulului. Aglutinarea spermatozoizilor în prezența soluției de fertilizină sugerează că aceasta este bivalentă în raport cu spermatozoizii: o singură moleculă se combină cu doi spermatozoizi și prin acțiunea simultană a mai multor molecule are loc aglutinarea acestora (concentrația fertilizinei în apa de mare, în condiții natu-

rale, este mai mică pentru a acționa ca o aglutinină și, deci, de a împiedica fecundarea).

Faptul că fertilizina se combină chimic cu spermatozoizii a fost confirmat prin extragerea de către Lillie din spermatozoizi a unei substanțe capabile să neutralizeze efectele unei suspensii de ovule. Filtratul unei suspensii de ovule, amestecat cu o cantitate suficientă de extract de spermatozoizi își pierde proprietățile aglutinante. Mai mult, dacă extractul de spermatozoizi este adăugat unei suspensii de ovule, se produce aglutinarea ovulelor, într-un mod analog cu aglutinarea spermatozoizilor în prezența filtratului suspensiei de ovule. Substanța din extractul de spermatozoizi responsabilă de această reacție s-a dovedit a fi o proteină cu moleculă relativ mică și a primit denumirea de *antifertilizină*. Localizarea sa pare a fi la suprafața celulei spermatice.

Rolul fertilizinei și al antifertilizinei a fost studiat la început în cazul ovulelor și al spermatozoizilor de arici-de-mare și al altor nevertebrate. În aceste cazuri studiul fertilizinei este mai ușor datorită faptului că ea este localizată strict în învelișul gelatinos al ovulului. Învelișurile altor ovule sînt foarte diferite de acesta. În unele cazuri nu există un înveliș gelatinos evident, iar în alte cazuri el este greu de solubilizat. De aceea, nu întotdeauna pot fi identificate cu ușurință substanțe analoage fertilizinei. Totuși, problema atașării spermatozoizilor la ovul fiind generală, trebuie să presupunem existența unor mecanisme similare în toate cazurile în care fecundarea este realizată de un gamet masculin care înoată liber în mediu.

La o serie de animale, spermatozoizii conțin și enzime hidrolitice, care pot solubiliza membranele ce învelesc ovulele. Un exemplu deosebit de sugestiv este enzima ce poate hidroliza acidul hialuronic, component al substanțelor care asigură menținerea celulelor foliculare în învelișul ovulului. Enzima a fost extrasă din spermă umană.

Spermatozoidul odată atașat la suprafața ovulului trebuie să pătrundă în citoplasma acestuia. La mamifere și la ariciul-de-mare, se pare că spermatozoidul își croiește drum prin mișcări flagelare active, străbătînd învelișurile ovulului, a căror rezistență a fost redusă cu ajutorul enzimelor litice. La multe specii, una dintre funcțiile fertilizinei pare a consta în acțiunea sa asupra acrozomului (fig. 4-9). În puținele cazuri mai bine studiate în această privință, vezicula acrozomală se deschide înspre exteriorul spermatozoidului, fuzionînd cu membrana celulară. În același timp, conținutul acrozomului este eliberat în mediu și, probabil, în felul acesta spermatozoidul își pune în libertate enzimele hidrolitice. Membrana veziculei acrozomale se transformă, în cîteva fracțiuni de secundă, într-un tubul fin, suficient de lung pentru a străbate învelișul gelatinos al ovulului și a fuziona cu membrana celulară a acestuia. Pe lîngă faptul că, în felul acesta, ovulul este in-

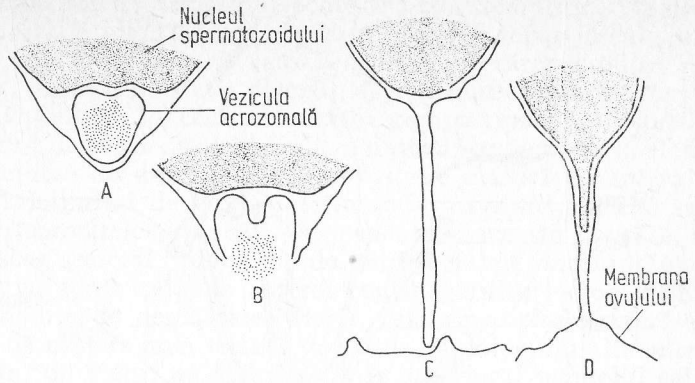


Fig. 4—9. Reacția acrozomală la *Saccoglossus*. Membrana celulară și cea a veziculei acrozomale fuzionează punînd în libertate conținutul veziculei (*B*). Tubulul acrozomal format fuzionează cu membrana ovulului și nucleul spermatozoidului începe să se deplaseze înspre ovul (*D*) (după A.L. Colwin și L.H. Colwin, Journal of Cell Biology, *19*, p. 496, 1963).

format asupra prezenței spermatozoidului, procesul duce la formarea unei membrane continue în jurul ovulului și spermatozoidului. În privința mecanismului care stă la baza fenomenelor ulterioare, se știe că nucleul, și uneori mitocondriile, corpul bazal și chiar coada spermatozoidului trec în citoplasma ovulului prin tubul format. Rezultatul final este fuziunea celor două celule, cu formarea unei singure celule, temporar binucleată. Odată încheiate diviziunile meiotice ale ovulului (fapt declanșat, adeseori, de denudarea ovulului sau de pătrunderea spermatozoidului), nucleul spermatozoidului și cel al ovulului se apropie unul de altul și fuzionează, restaurînd astfel starea diploidă și dînd naștere *zigotului*, care, în continuare, este capabil să se dezvolte pentru a forma un organism pluricelular.

Formarea gameților și fecundarea la angiosperme

Etapele formării gameților și fecundarea la animale diferă radical de fenomenele corespunzătoare de la plante, cu toate că ambele grupe de organisme se conformează legilor generale ale reproducerii, prezentate în introducerea la acest capitol. Reproducerea în regnul vegetal manifestă o uimitoare diversitate, care se anunță încă în cazul reproducerii și fuziunii celulare la algele unicelulare (p. 77). În acest capitol ne vom ocupa în principal de plantele cu flori și vom menționa doar principalele abateri de la tipul de reproducere al acestora.

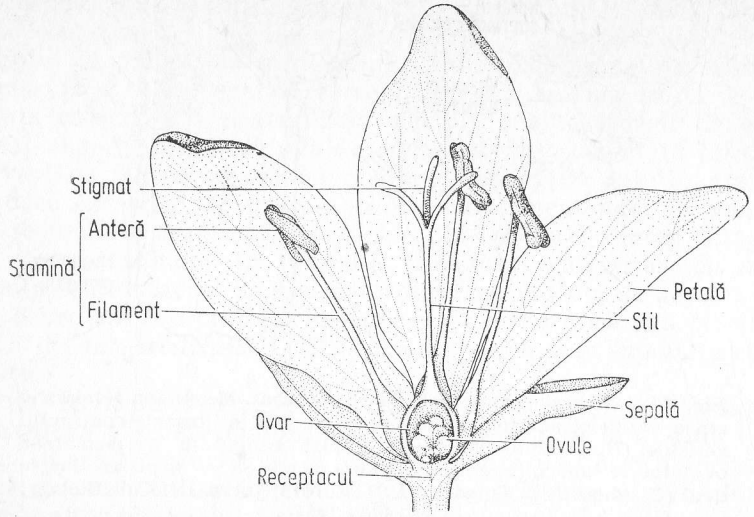


Fig. 4—10. Secțiune longitudinală prin floare (după V.A. Greulach și J.E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 169).

Angiospermele constituie unul din grupurile de organisme la care reproducerea și începutul dezvoltării sînt asociate cu fuziunea sexuală a gameților. Aceste procese se petrec în interiorul complexului de organe ce alcătuiesc floarea. La cele mai multe angiosperme, floarea constă dintr-un ax central pe a cărui extremitate, denumită receptacul, sînt fixate cîteva verticile de apendice de natură foliară (fig. 4-10). Deși numărul și aspectul apendicelor florale variază mult de la o specie la alta, ele sînt dispuse, de obicei, după următoarea schemă: apendicele situat la baza receptaculului formează un set de *sepale*, care acoperă floarea înainte de deschidere. Înspre partea apicală față de sepale se află un set de *petale*. Sepalele și, mai frecvent, petalele alcătuiesc partea colorată a florilor plantelor polenizate de insecte. Urmează un set de *stamine*, fiecare purtînd la vîrf o *anteră*, în care se formează polenul. Apendicele cu dispoziția apicală este format din *carpele*. Fiecare carpelă este diferențiată în *ovar* și *stil*, acesta din urmă constituind partea sterilă, la extremitatea căreia se fixează grăuncioarele de polen înainte de fecundare. În multe cazuri, carpelele fuzionează între ele, alcătuind un singur ovar cu stil, de origine compusă; totalitatea carpelelor dintr-o floare alcătuiește *gineceul*.

Transformările cel mai direct legate de geneza descendenței se desfășoară în antere și ovar. Prima dintre ele constă în formarea grăunciorilor de polen; fenomenul poate fi bine exemplificat la crin. Antera la această plantă este împărțită în 4 compartimente alungite (fig. 4-11). *Microsporocitele*, adică celulele ai căror produși meiotici vor forma, în cele din urmă, polenul, sînt dispuse sub forma mai multor coloane de celule, în centrul fiecărui compartiment. În jurul lor se află un strat de celule, bine definit, numit *tapetum*, care, la rîndul său, este înconjurat de diferite alte straturi. Pe măsură ce antera crește, în țesutul delimitat de tapet se formează o cavitate, numită sac polinic. Microsporocitele ajung să fie suspendate în această cavitate, într-un lichid vîscos secretat, probabil, de către celulele înconjurătoare. În acest stadiu, toate celulele anterei conțin garnituri cromozomale diploide. Înainte de deschiderea florii, microsporocitele suferă meioza și fiecare dă naștere unei tetrade de celule haploide, numite *microspori*, care rămîn, un timp, unite între ele în interiorul peretelui celular al microsporocitului (fig. 4-11 *c-d*). Cînd peretele celular se rupe, tetradele se dezagregă și microsporii individuali, încă suspendați în cavitatea anterei, se transformă în *grăuncioare de polen*. Transformarea constă într-o creștere a celulei, urmată de formarea unui perete celular de grosime neobișnuită și bogat ornamentat. Într-un anumit moment precedent eliberării grăunciorilor de polen din anteră, nucleul microsporului suferă un proces mitotic, formîndu-se, la maturitate, un grăuncior de polen alcătuit din 2 celule (fig. 4-12 *a-d*).

În momentul înfloririi, peretele anterei crapă și se deschide, expunînd grăunciorii de polen maturi vîntului sau insectelor (sau altor animale, cum sînt liliecii, sau păsările muscă, în anumite cazuri), prin intermediul cărora vor fi transportați pînă la altă floare. Se eliberează suficient de mulți grăunciori de polen, așa încît orice floare femelă din apropiere poate fi polenizată.

Structura și activitățile ovarului sînt ceva mai complicate. O secțiune transversală prin ovarul florii de crin înainte de polenizare, arată 3 camere sau loji ovariene formate, respectiv, din cele 3 carpele care au fuzionat la formarea ovarului și a stilului (fig. 4-13). Partea ovariană a carpelei constă dintr-un perete destul de gros, alcătuit din țesut parenchimatos, în care sînt înglobate cîteva fascicule conducătoare. În lungul suprafeței interne a peretelui fiecărei carpele se află 2 rînduri de *ovule*, care poartă țesutul germinativ. Ca și în anteră, și, de altfel, ca în întreaga plantă, toate celulele din ovul sînt, în acest stadiu, diploide. Una dintre celule însă, numită *macrosporocit*, localizată în apropiere de vîrful nucelei ovulului, este destinată să sufere meioza, formînd 4 *microspori* haploizi (fig. 4-14, *b-d*).

Etapele următoare diferă mult de la o plantă la alta. Deoarece *Lilium* este în anumite privințe un caz aparte, este bine să revenim acum la un plan mai general. La multe plante, 3 dintre cei 4 microspori

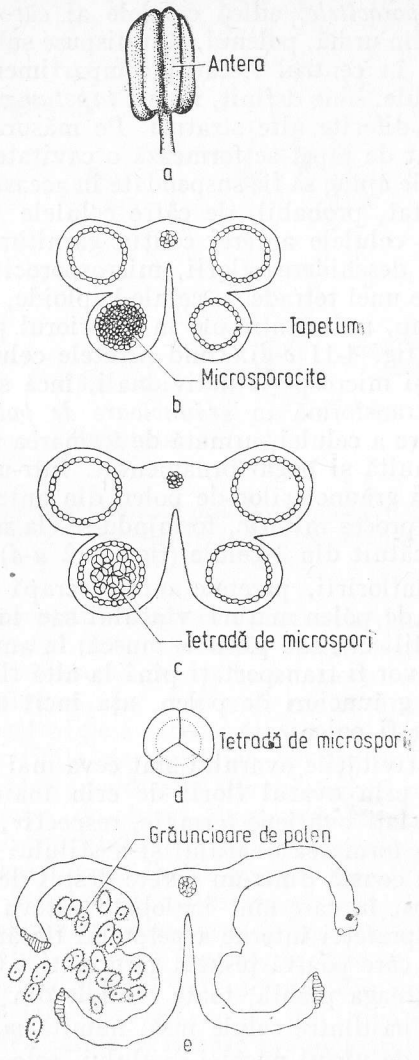


Fig. 4—11. Dezvoltarea polenului în anteră (după V.A. Greulach și J.E. Adams. *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 448).

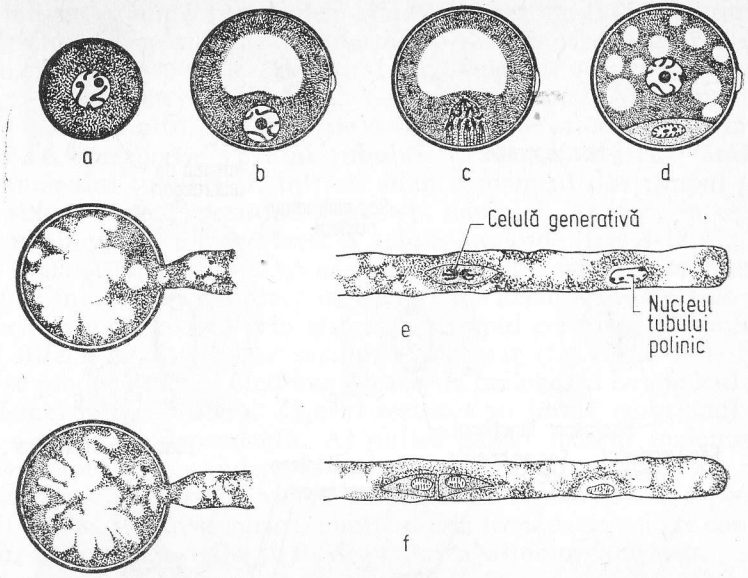


Fig. 4—12. Dezvoltarea și germinația grăuntelui de polen. Celula generativă, formată prin diviziunea mitotică reprezentată în *c*, se divide încă o dată (*e*), producînd doi gameți (*f*) (după F. Maheshwari, *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*, McGraw-Hill, 1950, p. 155).

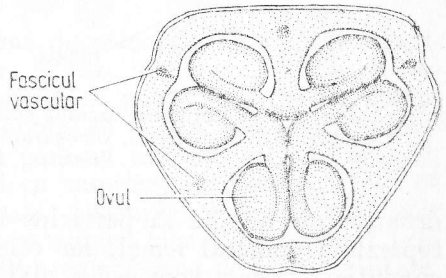


Fig. 4—13. Secțiune transversală prin ovar la crin (după V.A. Greulach și J.E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 170).

se dezintegrează și toate fenomenele care urmează au loc în singura celulă haploidă rămasă (fig. 4-14 *e-f*). Nucleul acestei celule inițiază mitoza. Numărul de diviziuni diferă de la o specie la alta, dar, frecvent, au loc 3 diviziuni, formîndu-se 8 nuclee haploide, care, un timp, coexistă într-o citoplasmă comună, alcătuind o structură numită sac embrionar. La floarea matură, sacul embrionar e înglobat în țesutul nucelei ovulului. În continuare ia naștere structura reprezentată în fig. 4-14 *j*. Semnificația a 5 dintre nucleele formate nu este cunoscută,

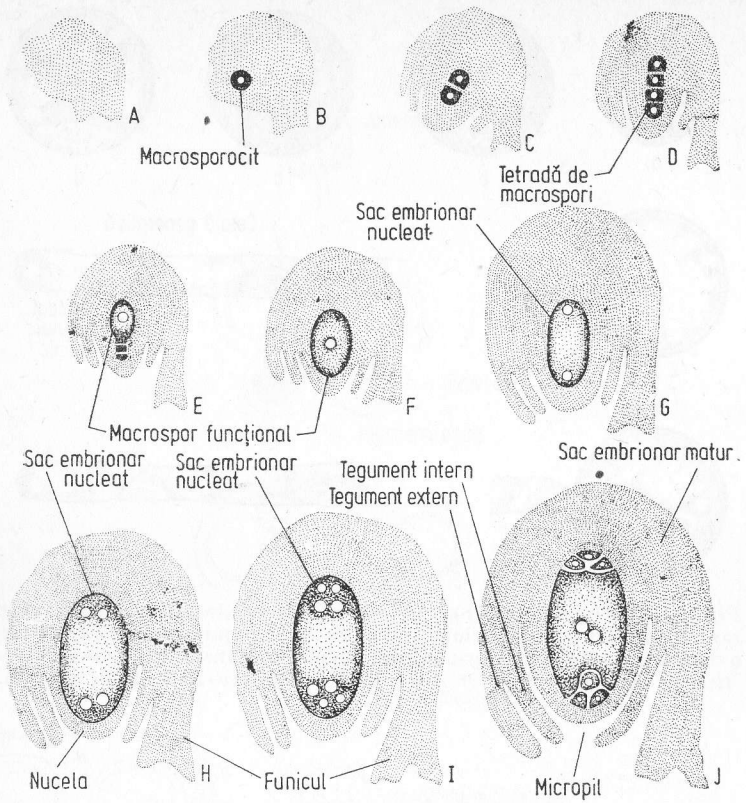


Fig. 4—14. Formarea sacului embrionar la angiosperme (după A.S. Foster și E.M. Gifford, *Comparative Morphology of the Vascular Plants*, Freeman, 1959, p. 503).

deoarece ele nu par să participe la fecundație. Din celelalte 3, unul reprezintă gametul femel, iar celelalte 2 joacă un anumit rol în fecundație, așa cum vom vedea mai tîrziu. (La *Lilium*, nucleele tuturor celor 4 macrospori suferă mitoza, iar sacul embrionar conține pînă la urmă 8 nuclee, dintre care 4 haploide și 4 triploide, acestea din urmă provenite din fuziunea unor produși mitotici). În ciclul vital al plantei, grăunciorul de polen binucleat și sacul embrionar cu cele 8 nuclee haploide reprezintă faze comparabile în dezvoltarea celor două sexe. Sacul embrionar trăiește într-o izolare deplină, în comparație cu abundența de grăunciori de polen produși într-o anteră, ceea ce, de fapt, reflectă rolurile lor diferite ca participanți indirecți la fuziunea sexuală.

Cînd un grăuncior de polen ajunge pe extremitatea stilului unei flori deschise, el germinează. Se formează un tub care străbate peretele celular și, prin țesuturile stilului și ale ovarului, ajunge la sacul embrionar. Unul dintre nuclee (fig. 4-12 *e*), care, probabil, controlează, într-un mod sau altul, activitățile de sinteză ale tubului în germinare, se află în apropierea vîrfului tubului. Celula generativă rămîne în urma nucleului tubului și, într-un anumit moment din timpul germinării, suferă mitoza, formînd 2 gameți haploizi. Așadar, în cele din urmă, în tubul polinic se găsesc 3 celule haploide (fig. 4-12 *f*). Într-o zi sau două, tubul polinic își găsește calea spre sacul embrionar (fig. 4-15 *a*). Cînd intră în contact cu sacul embrionar, cele 2 celule gametice care au luat naștere prin mitoză în timpul germinării tubului migrează direct în citoplasma sacului embrionar (fig. 4-12 *b-c*). Fecundarea se produce atunci cînd una dintre ele fuzionează cu nucleul gametului femel numit oosferă. Zigotul rezultat va forma embrionul și, în final, o plantă independentă. Al doilea gamet mascul fuzionează cu 2 nuclee haploide, secundare, ale sacului embrionar, formînd un nucleu triploid, care, ulterior, va fi implicat în formarea endospermului (p.135). Acest fenomen curios, numit dublă fecundație, nu are corespondent în fuziunea sexuală și în dezvoltarea altor organisme.

Trebuie să menționăm faptul că pe un singur stigmat se pot afla numeroși grăunciori de polen, iar pe o secțiune transversală prin stil, se pot observa numeroase tuburi polinice în curs de germinare. În felul acesta, cele 500—1 000 de ovule din ovarul florii de crin, de exemplu, pot fi fecundate toate aproape simultan, dînd naștere unui număr corespunzător de semințe.

Variațiile în jurul acestei scheme de principiu au urmări semnificative pentru genetica populațiilor. Printre aceste consecințe se numără mecanismele care fac ca fecundarea să poată avea loc fie numai între flori de pe plante diferite, fie numai în cadrul unei singure flori. De exemplu, la *plantele dioice* — la care un individ este sau mascul, sau femel se formează deci fie flori cu stamine, fie flori cu pistil — este asigurată polenizarea încrucișată (exemple în acest sens sînt *Ginkgo* și *Ilex*). La *speciile monoice* se ajunge la același rezultat prin cu totul alte căi. La plantele de tutun există gene de autosterilitate, care împiedică polenul căzut pe stigmatele florilor aceleiași plante, sau ale unor plante genetic identice, să germineze destul de rapid pentru a ajunge la sacul embrionar înainte de ofilirea florii. Asemenea mecanisme sînt evident eficiente la speciile polenizate prin vînt sau insecte. La cîteva specii polenizate prin insecte, floarea este în așa fel alcătuită încît o insectă, hrănindu-se cu nectar, este pudrată cu polen pe astfel de porțiuni ale corpului său, încît transportînd polenul acesta să ajungă doar pe stigmatul unor flori cu alcătuire diferită, aparținînd altor plante. La extrema opusă se află florile „închise", cum sînt cele

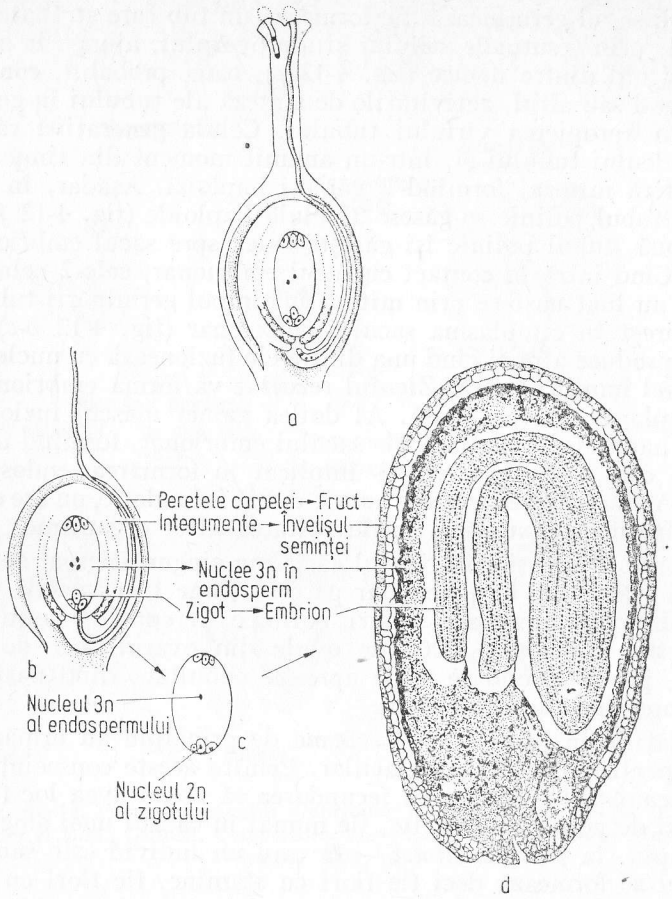


Fig. 4–15. Fecundația și formarea seminței la angiosperme. *a*) Tubul polinic se apropie de sacul embrionar; în acest stadiu, celula generativă (fig. 4–12) s-a divizat formînd două nuclee gametice, astfel încît tubul polinic este trinucleat. *b*) Pătrunderea celor două nuclee gametice, dintre care unul fuzionează cu gametul femel, formînd zigotul, iar celălalt cu două nuclee femele, formînd nucleul triploid al endospermului. *c*) Sacul embrionar după fecundare. *d*) Formarea seminței; peretele carpelei formează fructul, integumentele ovulului formează învelișurile seminței, iar zigotul formează embrionul (*a* după V.A. Greulach și J.E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 448; *d* după A.S. Foster și E.M. Gifford, *Comparative Morphology of the Vascular Plants*, Freeman, 1959, p. 526).

de la mazărea ornamentală, la care autopolenizarea este asigurată de anumite bariere fizice în calea pătrunderii polenului din afară. În sfîrșit, există numeroase plante la care polenizarea încrucișată și autopolenizarea au loc cu aceeași ușurință.

Există deci situații specifice în care selecția naturală favorizează schimbul genetic și, prin aceasta, o adaptabilitate sporită la schimbările mediului. Pe de altă parte, la alte specii, este încurajată stabilitatea conferită de o reducere a schimbului genetic. În primul caz, oricare etapă a mecanismului reproducerii poate fi modificată pentru a asigura polenizarea încrucișată.

Formarea semințelor

Activitățile fiziologice ale florilor, care pînă acum au fost direcționate în sensul diferențierii gameților și al fuziunii sexuale, sînt în continuare mobilizate spre formarea semințelor și a fructelor. Petalele, sepalele și staminele se veștejesc. Peretele ovarului crește formînd fructul (care poate fi o structură cărnoasă, ca un măr sau o banană, sau o simplă teacă, ca păstaia de la mazăre sau fructul de la crin), iar în interiorul ovarului, ovulele cresc, formînd semințele (fig. 4-15 *b-d*).

Sămînța complet formată este prevăzută cu un înveliș rezistent (tegumentul), alcătuit din straturile externe de celule ovulare. Dezvoltarea seminței presupune (1) proliferarea și creșterea acestor celule pentru a permite creșterea țesuturilor din interior și (2) producerea unor pereți celulari îngroșați, pentru fiecare celulă, atunci cînd creșterea este completă.

Embrionul și endospermul situate sub tegument sînt formate din celule ale căror nuclee derivă prin mitoze din nucleul diploid al zigotului și din cel triploid rezultat din dubla fecundare. Nucleul triploid dă naștere endospermului, țesut bogat în rezerve de proteine, amidon și grăsimi. (Tocmai acest țesut face din semințele cerealelor o importantă sursă de hidrați de carbon și de proteine pentru alimentația omului). Imediat după formarea sa, nucleul triploid începe activitatea mitotică. Fiecare dintre nucleele rezultate poate fi înconjurat de un perete celular, împreună cu o parte din citoplasma sacului embrionar, dar uneori se pot produce pînă la 10 cicluri de diviziune nucleară, pînă cînd să înceapă formarea peretelui celular. Masa de celule triploide continuă să crească, pînă cînd ajunge de sute sau mii de ori mai voluminoasă decît sacul embrionar inițial și se îmbogățește considerabil în substanțe nutritive furnizate de părțile vegetative ale plantei.

Embrionul se dezvoltă din nucleul diploid al zigotului și din citoplasma aferentă. Vom discuta pe larg dezvoltarea embrionului în cap. 5. Aici trebuie doar să menționăm că descendentul nu devine independent de planta mamă, pînă cînd sămînța nu este complet formată.

DIVERSITATEA CICLURILOR REPRODUCTIVE

Din punct de vedere teoretic, diferența principală dintre fenomenele descrise pentru angiosperme și cele corespunzătoare din reproducerea animalelor constă în interpunerea unei scurte perioade de activitate mitotică între meioză și fecundare în cazul angiospermelor. Grăunciorul de polen și sacul embrionar, conținînd mai multe nuclee haploide, nu au corespondent în ciclul vital al animalelor, la care meioza reprezintă începutul diferențierii gameților unicelulari, iar fecundarea urmează direct.

La unele plante, generația haploidă joacă un rol mult mai important decît la angiosperme. De exemplu, la mușchi, imaginea este complet inversată. Tulpinițele cu frunzișoare ce trăiesc libere în natură constau din mii sau milioane de celule haploide, iar generația diploidă este reprezentată de structura brună, formatoare de spori, care crește la vîrful tulpiniței și depinde în întregime de aceasta pentru nutriție. În pofida acestei deosebiri, există o schemă comună în ciclul vital al angiospermelor și în cel al mușchilor. Unele din celulele individului haploid multicelular se diferențiază în gameți. Gameții masculi sînt apoi transportați la cei femeli (la cei mai mulți mușchi ei înoată prin mijloace proprii în pelicula de apă care acoperă planta în sezoanele umede). După fecundație, zigotul intră într-o perioadă de activitate mitotică, din care rezultă o generație multicelulară. În continuare, sporocitele din structura de fructificare a generației diploide inițiază meioza, iar produșii meiotici, la rîndul lor, germinează, dînd naștere generației pluricelulare haploide (fig. 4-16 *b*).

Concomitent cu aceste asemănări fundamentale dintre mușchi și plantele cu flori, există și deosebiri în ceea ce privește potențialitățile de dezvoltare ale sporilor și ale zigoților (sporul formează un grăuncior de polen sau un sac embrionar, într-un caz, și tulpinița în celălalt caz), ca și în ceea ce privește momentul cîștigării independenței față de planta mamă.

Nu toate plantele se conformează acestei scheme de alternanță de generații haploide și diploide ce se întîlnește la mușchi, angiosperme și alte plante terestre. Ca și animalele, cîteva alge brune, printre care *Fucus*, nu prezintă nici o generație haploidă. Meioza este urmată direct de diferențierea gameților și de fecundare, ca la animale. Unele alge verzi, ca *Spyrogyra*, despre al cărei ciclu vital vom mai discuta, nu prezintă generație diploidă: fecundarea este imediat urmată de meioză, fără interpunerea unei perioade de activitate mitotică. La alte grupe de alge și ciuperci, sporii se diferențiază din produși mitotici. În aceste cazuri, planta poate avea mai multe generații succesive de indivizi haploizi sau diploizi. Vom putea deci urma oricare din căile trasate prin săgeți pe fig. 4-16 *a*, avînd certitudinea că o plantă dată se încadrează într-un tip sau altul de alternanță. Există puține indicații privind avantajele strategice de adaptare oferite de un tip sau de altul. Diversitatea ciclurilor reproductive și sexuale este o realitate a lumii vegetale.

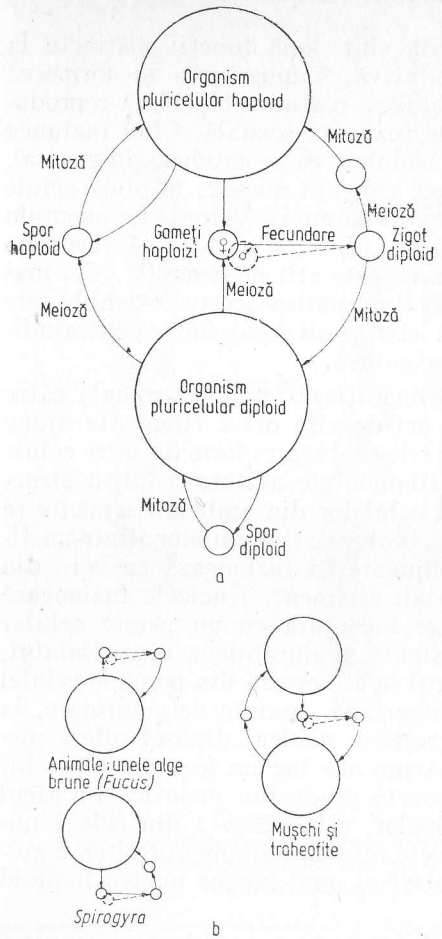


Fig. 4—16. a) Reprezentare sinoptică a ciclurilor reproductive la organismele pluricelulare; cercurile mici reprezintă tipurile de celule reproducătoare produse de organismele haploide și de cele diploide. *b*) Exemple de aplicare a schemei sinoptice în cazul cîtorva cicluri reproductive concrete.

Relațiile dintre reproducere și fenomenele sexuale

Reproducerea și fuziunea sexuală sînt două funcții distincte la microorganisme. Reproducerea vegetativă, înmugurirea și formarea asexuată de spori la plantele pluricelulare reafirmă faptul că reproducerea poate avea loc independent de fuziunea sexuală. Cînd fuziunea sexuală are loc la un organism pluricelular, ea se produce, în general, în tandem cu reproducerea, deoarece, cel mai adesea, implică celule haploide, care se disociază de organismul parental. Vom da un exemplu din care ne putem da seama destul de bine de ce această asociere între reproducere și fuziunea sexuală este atît de generală. Cel mai important lucru care va ieși la iveală din analiza acestui exemplu este faptul că această asociere împiedică eterogenitatea genetică intraindividuală, care este extrem de rară în natură.

Alga verde filamentoasă *Spirogyra* inițiază fuziunea sexuală către sfîrșitul perioadei sale de creștere, ori de cîte ori 2 filamente ajung paralele și apropiate (fig. 4-17). Punți de conjugare, formate între celule de pe cele 2 filamente transformă filamentele alăturate într-o structură în formă de scară. Protoplaștii celulelor din ambele filamente se retractă de la pereții celulari și toți protoplaștii celulelor dintr-un filament traversează punțile de conjugare și fuzionează cu cei din celulele corespunzătoare de pe celălalt filament. Nucleele fuzionează de asemenea, iar zigotul rezultat se înconjură cu un perete celular gros, dînd naștere unei forme rezistente și durabile a organismului, care a fost numită *zigospor*. Zigosporul se eliberează din peretele celulei materne atunci cînd acesta se dezintegrează. Înainte de germinare, la începutul următoarei perioade de creștere, nucleul diploid suferă meioza, producînd 4 nuclee haploide. Acum are loc un fenomen deosebit de semnificativ, care amintește de soarta produșilor meiotici din sacul embrionar al majorității angiospermelor, și anume: 3 din cele 4 nuclee degenerează. Astfel, toate nucleele celulelor filamentului care germinează din spor sînt produși mitotici ai unui singur nucleu haploid (fig. 4-18).

La nici un alt organism pluricelular fuziunea celulară nu implică simultan toate celulele organismului; în cele mai multe cazuri însăși morfologia organismului este incompatibilă cu aceasta. Totuși, și la *Spirogyra*, la care schimbul între toate celulele poate avea și chiar are loc, fenomenele ulterioare meiozei asigură omogenitatea genetică a filamentelor, meioza fiind, însă, un proces care transformă o singură celulă diploidă în 4 celule haploide genetic diferite. O etapă importantă în acest proces este separația zigoților între ei. Dacă produșii meiotici ai mai multor zigoți ar coopera în creșterea ulterioară a filamentului, ar lua naștere un filament format din celule cu genotipuri diferite. Același lucru s-ar întîmpla dacă toți cei 4 produși meiotici

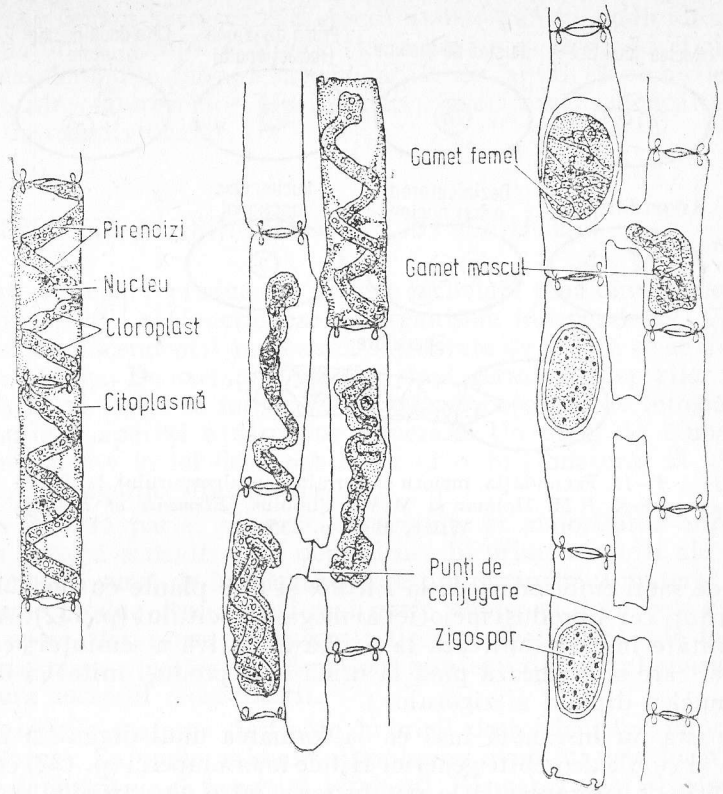


Fig. 4—17. Conjugarea la *Spirogyra*. *a*) Celule vegetative. *b*) Formarea punților de conjugare și condensarea protoplaștilor. *c*) Migrarea gametului mascul (sus) și formarea zigosporilor (după R.M. Holman și W.W. Robbins, *Elements of Botany*, Wiley, 1940, p. 233).

ai unui singur zigot ar contribui la germinarea filamentului. Așa însă, un singur nucleu este implicat în formarea unui nou filament și, cum el se divide mitotic, există certitudinea că un filament de *Spirogyra* constă întotdeauna din celule genetic identice.

Acesta nu este un caz special. Reexaminînd ciclurile reproductive ale animalelor, angiospermelor și mușchilor, observăm că, și în aceste cazuri, meioza, fecundarea și reproducerea sînt de o asemenea natură încît organismul individual constă din descendenții mitotici ai unei singure celule. În toate cazurile, meioza este urmată fie de moartea a 3 din cei 4 produși meiotici, fie de dispersarea lor, cu formare de celule reproductive individuale. (Excepțiile de la această regulă sînt

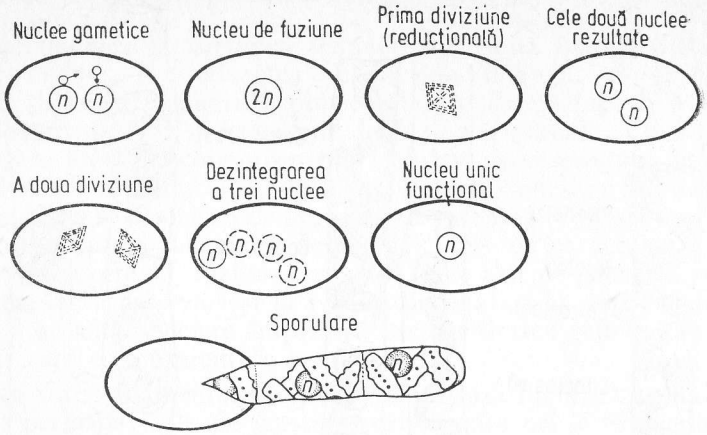


Fig. 4—18. Fecundația, meioza și germinarea zigosporului la *Spirogyra* (după R.M. Holman și W.W. Robbins, *Elements of Botany*, Wiley, 1940, p. 235).

oferite de sacii embrionari de la *Lilium* și alte plante cu flori, la care persistă toți cei 4 produși meiotici ai megasporocitului (p. 132). Această eterogenitate însă se limitează la partea nutritivă a seminței; celulele plantulei care se formează pînă la urmă sînt produși mitotici ai unui singur nucleu diploid ai zigotului.)

Aceasta nu înseamnă însă că la formarea unui organism nu pot coopera și celule deosebite genetic. Hifele unor ciuperci (p. 132) crescute în condiții de suprapopulație pot fuziona între ele, aparînd o formațiune în care nucleele se pot amesteca liber, într-o citoplasmă comună; de asemenea, la unele organisme pluricelulare se pot obține, experimental, indivizi eterogeni din punct de vedere genetic, cu ajutorul grefelor. Organismul pluricelular este, în general, expresia potențialităților de dezvoltare ale unei singure celule, care s-a multiplicat mitotic, deși, uneori, meioza, fecundarea și reproducerea pot avea un rezultat complet diferit, așa cum se întîmplă în cazul sacului embrionar de la *Lilium*. Comparînd mîna dreaptă cu cea stîngă la un om, sau urechile, sau picioarele, sau gemeni identici între ei, ne putem da seama de nivelul asemănării fenotipice la care duc activitățile unor celule derivate pe cale mitotică în cursul dezvoltării.

Această schemă funcțională are urmări profunde în biologia populațiilor și în evoluție. Fiecare trăsătură a unui organism pluricelular decurge din diferențierea unei celule haploide sau diploide și nu din combinația întîmplătoare a mai multor genotipuri. Acest fapt este

important pentru succesul sau eșecul unui organism individual în selecția naturală. Simplitatea selecției naturale ca teorie și eficiența sa ca proces depind în măsură considerabilă de faptul că ciclurile reproductive ale organismelor pluricelulare favorizează omogenitatea genetică intraindividuală*.

ASPECTELE NUTRIȚIONALE ALE REPRODUCERII

Într-un sens, reproducerea nu este încheiată pînă cînd descendenții nu sînt capabili să funcționeze ca organisme independente. La unele organisme, descendenții au această capacitate de îndată ce se disociază fizic de părinți. De exemplu, imediat după germinarea sporilor produși de mușchi și ferigi se formează organisme capabile de fotosinteză și de absorbția apei și a sărurilor minerale. Un spor de ciupercă ce germinează este la fel de capabil, ca și o hifă matură, să absoarbă substanțele organice din mediu.

Pe de altă parte, plantele cu semințe și majoritatea animalelor sînt în măsură considerabilă dependente în primele stadii ale dezvoltării lor de o sursă de hrană provenită din organismul matern. Aceste organisme produc descendenți mai puțin numeroși decît cele care formează spori, dar șansa de succes a fiecărui descendent este incomparabil mai mare. Acestea sînt deci două strategii diametral opuse pentru a asigura succesul reproducerii.

Rezervele materne destinate hrănirii descendenților îmbracă diferite forme. La unele animale, citoplasma ovulului este încărcată cu substanțe nutritive ce formează vitelusul. Formarea unei placente între embrion și organismul matern este tipică pentru mamifere, cît și la alte grupe de organisme. Placenta este o zonă în care se realizează o legătură directă între celulele embrionului și organismul matern, prin intermediul căreia poate avea loc un schimb masiv de elemente nutritive și produși metabolici. La mușchi, sporofitul diploid, care se dezvoltă din zigot, rămîne parazit toată viața pe organismul matern.

O a treia formă de „îngrijire" maternă (sau, în unele cazuri, paternă) constă în a aduce hrană descendenților (sau a duce descendenții la hrană). În forma sa cea mai simplă, fenomenul este ilustrat de fluturi, care pe lîngă faptul că înzestrează ovulele cu o mare cantitate de vitelus, își încheie responsabilitățile prin alegerea unei plante potrivite

* Deși celulele unui organism sînt identice din punct de vedere genetic, totuși din punct de vedere fenotipic (al caracterelor exprimate) ele sînt foarte eterogene în funcție de condițiile locale din diferite țesuturi etc. Deoarece selecția naturală acționează direct asupra caracterelor fenotipice, și numai indirect asupra genelor, omogenitatea genetică a unui organism joacă un rol redus din acest punct de vedere (*n. ed. rom.*).

în care își depun ouăle. Numeroase mamifere, păsări și insecte (în special furnicile, albinele și viespile) sînt încă și mai grijulii. Cînd a părăsit uterul, noul născut la mamifere se hrănește încă un timp cu lapte matern. Chiar după ce a dobîndit dinți și alte perfecționări ale aparatului digestiv și poate utiliza aceeași hrană ca părinții săi, el poate încă să nu fie capabil să-și procure singur hrana și este ajutat de părinți. Aceste exemple sugerează faptul că grupările sociale complexe cuprinzînd indivizi strîns dependenți unii de alții (din regnul animal) au originea evolutivă în fenomenul grijii parentale.

Cînd organismul în curs de dezvoltare este gata să treacă de la un mod de nutriție la altul, el posedă deja caracterele anatomice și fiziologice necesare pentru aceasta, putînd face față condițiilor particulare de mediu la care sînt expuși în mod obișnuit membrii speciei sale în faza de dezvoltare respectivă. Concepția după care nou-născutul este o creatură neajutorată este complet greșită. Un pui este perfect apt să se hrănească cu hrana oferită de organismul matern, să respire și să-și oblige părinții să-i satisfacă orice nevoie. Părinții unor astfel de „tirani" își dau seama, în curînd, că, într-adevăr, reproducerea nu se încheie pînă cînd progenitura nu părăsește căminul familial.

DISEMINAREA DESCENDENȚILOR

La majoritatea organismelor, reproducerea nu înseamnă numai formarea unui organism nou care să-l înlocuiască pe cel parental îmbătrînit, ci are un pronunțat caracter de cucerire a unor teritorii noi. Acest aspect este izbitor la plantele anemofile, care se caracterizează prin formarea de spori și semințe purtate de vînt și este cel mai bine ilustrat în cazul ciupercilor. Modul de hrănire al ciupercilor, caracterizate prin hifele cu creștere invadantă (cap. 3), face ca organismul să fie, practic, îngropat în hrana sa. Cînd vine momentul formării sporilor însă, hifele se ridică la suprafață, formînd filamente ce se înalță deasupra substratului, în aer (sau în apă, în cazul formelor acvatice), și dau naștere corpurilor de fructificare. Ciupercile cu pălărie, bășica porcului de exemplu, ca și mucegaiurile de la suprafața resturilor organice ilustrează foarte bine această tendință ocazionată de formarea sporilor aerieni. Ca și sporii bacterieni (cap. 2), acești spori vor ajunge numai prin pură întîmplare în condiții favorabile germinării, dar fiind produși în cantități atît de mari, există șanse suficiente ca măcar cîțiva să aibă succes.

Unitatea dintre dispersare și reproducere se observă și la multe animale marine, care sînt fie sesile, fie relativ imobile. La acestea, așa cum am văzut în cazul ariciului-de-mare, gameții sînt eliberați în mediu, unde are loc fecundarea și se desfășoară primele stadii ale dezvoltării. La multe forme se dezvoltă o larvă mobilă, care înoată liber și se hrănește o perioadă considerabilă de timp, ca organism pelagic, înainte de a se transforma în final în adult sesil.

Diseminarea pe scară largă a descendenților plantelor anemofile și ai unor animale prezintă cîteva consecințe interesante privind unele avantaje selective care stau la baza acestor modalități eficiente de dispersare. În cazul ciupercilor, mai ales, diseminarea este mecanismul principal care asigură procurarea hranei, exact ca în cazul bacteriilor. Explicația pare și mai plauzibilă în cazul mixomicetelor, la care fructificarea este indusă tocmai de epuizarea rezervelor de hrană. O altă consecință este faptul că descendenții, putîndu-se instala la mare distanță de organismele parentale, nu intră în competiție directă cu acestea. O a treia consecință este că specia invadează neîncetat regiuni „marginale", adică arealuri dinafara limitelor distribuției lor obișnuite, caracterizate prin date fizice și biotice diferite de cele la care specia este adaptată. Cu toate riscurile pe care le prezintă acest proces pentru individ, speciile sesile ca grupuri unitare sînt apte a răspunde unor schimbări ale mediilor lor de viață ideale, în decursul istoriei geologice.

5

Dezvoltarea

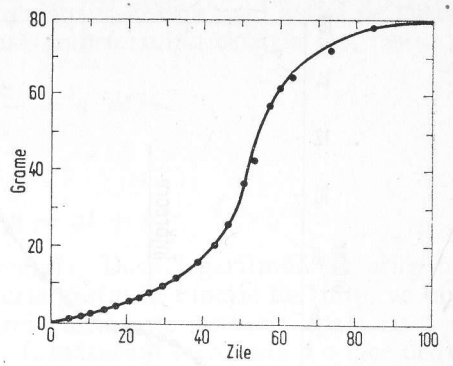
La începutul cap. 4 am arătat că prin reproducere se formează indivizi necesarmente mai mici și mai simpli din punct de vedere structural decît organismele parentale și că fiecare descendent adoptă, în continuare, un anumit program de dezvoltare. În procesul maturizării se produce și o creștere a masei și o elaborare de noi structuri. Aceste transformări pot fi înțelese luînd în considerație activitățile celulare, printre care diviziunea mitotică, creșterea, migrarea și diferențierea celulelor, în aceste activități celulele trebuind să acționeze în cooperare unele cu altele și nu în mod independent. Ne vom ocupa la început de modificarea cea mai evidentă, și anume mărirea dimensiunilor, și abia după aceea vom trece la problemele mai subtile ale transformărilor structurale și ale mecanismelor de control al dezvoltării.

CREȘTEREA CA SPORIRE A MASEI

Termenul de creștere este utilizat aici în sensul convențional de sporire a masei. În această privință, creșterea organismului poate fi măsurată prin cîntărire, prin înregistrarea unor dimensiuni lineare, ca înălțimea, prin determinarea numărului de celule, prin evaluarea cantității de proteine și acizi nucleici, sau prin aprecierea oricărui indicator cantitativ al modificării dimensiunilor organismului, în timp. Toate aceste valori cresc în cursul dezvoltării organismului, dar nu neapărat simultan. De aceea, trebuie să menționăm întotdeauna parametrul utilizat în toate cazurile pe care le luăm în discuție.

Dacă se înscrie grafic greutatea unui organism în funcție de vîrstă, se obține adesea rezultatul prezentat în fig. 5-1. Graficul bazat pe datele obținute în creșterea porumbului arată o creștere relativ lentă a greutății la plantele foarte tinere. În continuare urmează o perioadă

Fig. 5—1. Creșterea în greutate la porumb (după D.W. Thompson, *On Growth and Form*, 2nd ed., Cambridge, 1951, p. 116).



de creștere rapidă, după care o încetinire a creșterii, pînă la atingerea unei valori constante (sau chiar o scădere în greutate în perioadele de senilitate). Același model de creștere se observă la multe alte organisme pluricelulare, în ciuda deosebirilor mari ce există între formele și duratele dezvoltării lor.

Cîteva din aceste deosebiri merită o atenție specială. Porumbul este o plantă anuală care produce semințe și apoi moare, la sfîrșitul unui singur sezon de creștere. La o plantă lemnoasă, care parcurge mai multe sezoane de creștere distincte, ne-am aștepta la o creștere periodică în greutate, ce ar putea fi reprezentată printr-o curbă în trepte. Dacă am „netezi" această curbă, măsurînd greutatea plantei numai o dată pe an — să zicem, în octombrie, la sfîrșitul perioadei de creștere — ea ar prezenta multe din trăsăturile celei de la porumb, deși durata întregului proces este mult mai mare. Planta lemnoasă, în pofida potențialului de creștere nelimitat al meristemelor sale apicale (p.151), ajunge în cele din urmă la o mărime limită. Acesta este momentul în care îi cad frunzele, ramurile umbrite mor, iar exfolierea scoarței este egală cu formarea de țesuturi noi, sau chiar mai intensă.

Ca și în cazul plantelor cu creștere sezonieră, curba de creștere la animale reflectă adeseori momente de criză sau evenimente speciale din viața organismului. Viermele de mătase își întrerupe creșterea în perioada năpîrlirii; încetează să se mai hrănească, își pierde vechea cuticulă și formează una nouă. O scădere substanțială în greutate se înregistrează în timpul metamorfozei. Larva încetează, din nou, să se hrănească, își țese un cocon și, în decursul cîtorva săptămîni de dezvoltare, se tranformă mai întîi în pupă și apoi în adult. În această perioadă se poate pierde peste 50% din greutatea larvară. La multe mamifere, printre care și omul, faza accelerată a creșterii se desfășoară în mare parte intrauterin, iar încetinirea creșterii începe cu mult înainte de naștere. În plus, alura lină a curbei de creștere poate fi alterată

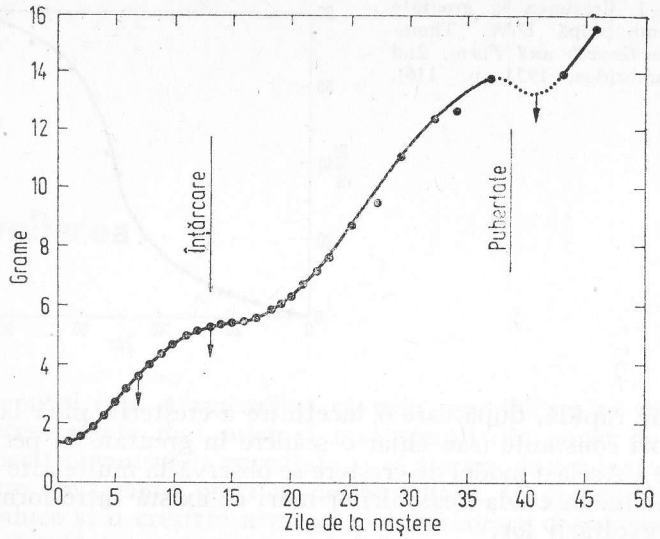


Fig. 5—2. Creșterea în greutate a unui șoarece (după D.W. Thompson, *On Growth and Form*, 2nd ed., Cambridge, 1951, p. 161).

și de alți factori. La șoarece se observă fie o scădere, fie o staționare temporară a greutății la naștere, ca și în perioada de înțărcare și, frecvent, la pubertate (fig. 5-2). Lăsînd la o parte asemenea neregularități, numeroase organisme pluricelulare par a urma curbe de creștere esențialmente similare celei de la porumb.

Forma acestor curbe de creștere este analoagă celei care reprezintă creșterea unei populații de microorganisme. O bacterie plasată într-un mediu adecvat creșterii și reproducerii sale va crește și se va divide, iar descendenții săi, la rîndul lor, vor crește și se vor divide, de asemenea manieră încît fiecare generație succesivă să aibă aproximativ aceeași durată de existență; deci, perioada dintre diviziuni rămîne constantă atîta timp cît substanțele nutritive există din abundență. Rata cu care se formează bacterii noi va fi deci proporțională cu numărul de bacterii deja existente, ceea ce se exprimă matematic prin relația:

$$\frac{dn}{dt} = an, \qquad (1)$$

unde n este numărul de bacterii existente în cultură la momentul t, iar a este o constantă. Termenul dn/dt este rata modificării valorii n

în timp, sau rata de creștere a culturii. Forma unei astfel de curbe de creștere ipotetice poate fi dedusă transformînd ecuația (1),

$$\frac{dn}{n} = a\ dt,$$

care, prin integrare, dă:

$$ln\ n = at + b, \qquad (2)$$

unde b este o constantă de integrare. Dacă logaritmul (în orice bază) al numărului de bacterii se înscrie grafic în funcție de timp, se obține o linie dreaptă (fig. 5-3), a cărei pantă este numeric egală cu a constantei a. Ușurința cu care poate fi măsurată constanta a o face deosebit de utilă în studiile asupra creșterii. Deoarece, în conformitate cu ecuația (1), a reprezintă rata de creștere împărțită prin dimensiunea sistemului aflat în creștere, ea se denumește, de obicei, rata relativă de creștere.

Curba de creștere a unui organism pluricelular poate fi reprezentată în mod asemănător ca funcție semilogaritmică și, în acest caz, faza de accelerare a creșterii apare uneori sub forma unei linii drepte, exact ca în creșterea unei populații bacteriene. În definitiv, un organism pluricelular poate fi considerat ca o clonă de celule care poate să crească exponențial, ori de cîte ori diferențierea nu afectează rata de creștere a celulelor individuale. Un bun exemplu în acest sens este oferit de perioada de clivare a oului de broască. Organismul crește, în cazul acesta, pe seama vitelusului din ou. Cum acesta nu poate fi cîntărit separat, este greu de determinat mărimea embrionului. Totuși, dacă se înscrie grafic logaritmul numărului de celule, în funcție de timpul scurs de la fecundare, se obține o relație lineară, ca cea din fig. 5-3. Cu alte cuvinte, rata formării celulelor este proporțională cu numărul celulelor deja existente, adică cu numărul de producători de noi celule.

Chiar dacă unele celule încetează să crească, așa încît curba de creștere nu mai este lineară pe un grafic semilogaritmic, aceeași explicație generală rămîne valabilă pentru faza de creștere accelerată. La porumb, așa cum vom vedea în continuare, unele celule sînt incapabile să producă celule noi. Cu toate acestea, rata de creștere poate fi indirect determinată prin rata cu care planta se hrănește, proporțională cu numărul celulelor din frunze și rădăcini.

Astfel, sporirea ratei aritmetice de creștere în primele stadii ale dezvoltării pare a se datora faptului că organismul își sporește treptat efectivul structurilor necesare pentru hrănire și creștere. Dar cum putem explica scăderea ratei de creștere care se produce aproape de maturitate? Și în cultura bacteriană are loc o încetinire similară. În

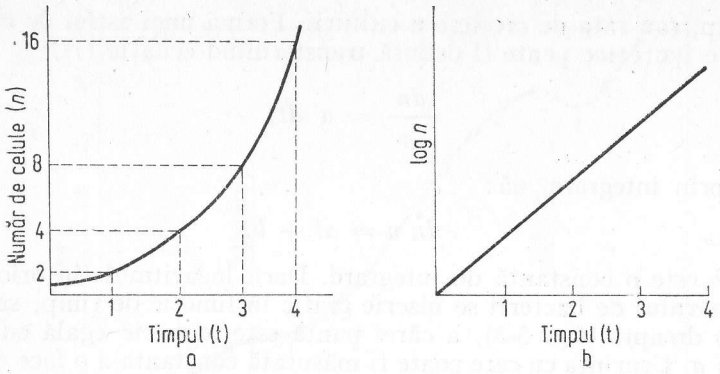


Fig. 5—3. Creșterea unui organism unicelular, reprezentată aritmetic (*a*) și semilogaritmic (*b*).

acest caz, după o perioadă de creștere exponențială, rata creșterii numărului de celule intră în declin, putînd ajunge chiar nulă. Există mai multe cauze posibile pentru acest fenomen. Una dintre ele este faptul că hrana disponibilă în cultură se epuizează. O altă cauză este că produsele metabolice bacteriene, care se acumulează în mediul de cultură pot inhiba creșterea ulterioară. Prima explicație pare puțin plauzibilă în cazul încetării creșterii la organismul pluricelular, care se instalează, cel mai adesea, în condiții de mediu optime pentru nutriție. Un băiat de 18 ani, înalt de 1,80 m, nu poate fi determinat să ajungă la o înălțime de 2 m prin supraalimentație. Deși s-ar putea ca limitarea creșterii să se datorească într-o oarecare măsură produselor metabolice ale organismului, cauza principală este diferențierea celulară. Exact așa cum faza de accelerare a curbei de creștere a unui organism pluricelular se poate explica prin înmulțirea treptată a elementelor de sinteză și nutriție ale sistemului, tot așa faza de încetinire se poate explica prin diferențierea celulelor în vederea îndeplinirii unor funcții speciale, ceea ce le determină să-și înceteze creșterea. Această explicație pare convingătoare în anumite cazuri, cum ar fi celulele mușchilor striați, care se diferențiază într-o fază timpurie a dezvoltării animalelor, după care foarte rar mai suferă mitoza. Creșterea ulterioară a unui mușchi striat este, în cea mai mare parte, o problemă de sporire a volumului celulelor; există însă o limită pînă la care poate ajunge acest tip de creștere. Cum lezarea unor fibre musculare poate induce celulele musculare adiacente să se multiplice prin mitoză, se poate trage concluzia că pierderea capacității de creștere nu este în mod necesar irevocabilă în timpul diferențierii.

Mai există o categorie de celule care printr-o diferențiere foarte avansată dobîndește caracteristici deosebite. Celulele sistemului conducător la plantele cu flori, sau eritrocitele și celulele epidermale cheratinizate la mamifere, sînt exemple în acest sens. Toate aceste tipuri de celule își pierd nucleele, iar traheidele și celulele vasculare ale xilemului, ca și celulele cheratinizate de la mamifere își pierd și citoplasma funcțională. Fenomenul se observă și la nivele superioare de organizare. Încetarea creșterii la porumb este marcată de începutul înfloririi. Vîrful tulpinii, prin care planta creștea producînd succesiunea de frunze, începe să producă acum flori, iar creșterea (exceptînd formarea semințelor) încetează complet cînd floarea este definitiv formată.

Afirmînd că mecanismele creșterii intră în declin odată cu înaintarea în vîrstă, nu înțelegem prin aceasta că diviziunea celulară încetează complet. Este evident că nu așa stau lucrurile în cazul plantelor lemnoase; chiar la multe animale care s-au oprit din creștere se observă o permanentă reînnoire a celulelor, unele celule care mor fiind înlocuite prin descendenții mitotici ai altor celule. Anumite tipuri de celule sînt specializate în vederea acestei reînnoiri: viața funcțională a celulelor care și-au pierdut nucleele în timpul diferențierii este mult mai scurtă decît durata vieții organismului. (De exemplu, eritrocitul uman are o durată de viață de cca 120 de zile). În general, celulele eritrocitare care mor sînt înlocuite de celule noi, formate în anumite sedii speciale de proliferare. Celulele epidermice la mamifere sînt înlocuite prin proliferarea unui strat de celule cu mitoze active, situat în partea internă a epidermei (fig. 5-4). În condiții normale, descendenții acestor celule nu au altă destinație decît să sufere procesul de cheratinizare și să migreze spre suprafață, formînd straturile superficiale ale pielii, care se exfoliază. Eritrocitele la mamifere se formează prin prolife-

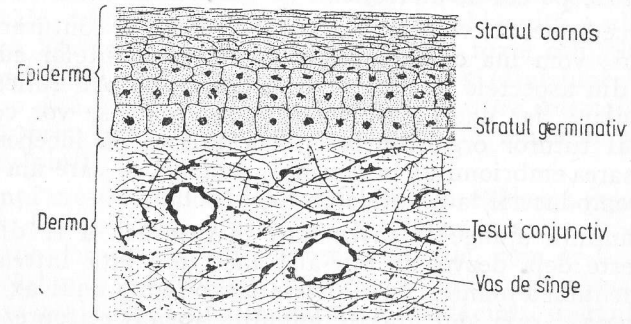


Fig. 5—4. Reprezentare schematică a structurii pielii la vertebrate. Activitatea mitotică la nivelul epidermei se limitează la stratul germinativ (după T.W. Torrey, *Morphogenesis in Vertebrates*, Wiley, 1962, p. 181).

rarea unor celule din măduva osoasă. Alt exemplu este oferit de cambiul plantelor lemnoase, despre care vom discuta în detaliu la pag. 161: un caz și mai interesant de reînnoire celulară se observă la celenteratul de apă dulce *Hydra* (p.102). La animale se observă toate gradele de reînnoire celulară, de la cazurile extreme, cum este cel de la *Hydra*, la care întreaga populație celulară se reînnoiește cu regularitate, pînă la cazurile în care numărul fix de celule format în cursul dezvoltării se menține ca atare pe toată durata vieții, așa cum se întîmplă la rotiferi și nematode. Plantele superioare, în special cele perene, se încadrează, în general, în tipul caracteristic pentru *Hydra*; după cum vom vedea, la o plantă lemnoasă populația de celule vii este în întregime înnoită în fiecare sezon.

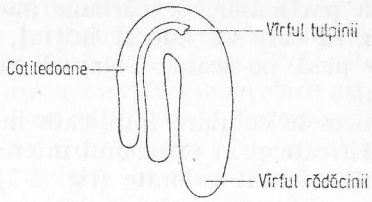
CREȘTEREA DIFERENȚIATĂ

Creșterea este mai mult decît un simplu fenomen de sporire a masei organismului; ea este asociată intim cu alte aspecte ale dezvoltării și participă direct la conturarea formei organismului; este ceea ce vom numi *creștere diferențiată*, adică o creștere inegală, prin care o dimensiune lineară crește mai mult decît alta, ducînd astfel la modificarea formei. De exemplu, o sferă, la care ar crește o singură dimensiune s-ar transforma, pînă la urmă, într-un cilindru. Dacă ar crește în două dimensiuni, s-ar transforma într-un cerc, iar dacă ar crește egal în cele două dimensiuni, într-o sferă mai mare. Aceste trei situații se observă în anumite împrejurări concrete: germinarea unui spor din care ia naștere o algă sau o ciupercă filamentoasă ilustrează primul caz; formarea unei frunze dintr-un primordiu foliar, pe cel de-al doilea (deși punctul de plecare nu este chiar o sferă), iar creșterea unei colonii sferice de *Volvox*, pe cel de-al treilea.

În cele ce urmează, vom analiza rolul creșterii în conturarea formei organismului; vom lua ca exemplu dezvoltarea plantelor cu flori. O mare parte din aspectele pe care le vom descrie se pot aplica și altor plante vasculare, iar unele probleme generale care se vor contura se pun în cazul tuturor organismelor pluricelulare. Să începem prin a descrie formarea embrionului în sămînță, punctul în care am încheiat, expunerea reproducerii la plantele cu flori (p.135).

Cînd sămînța ajunge la maturitate și urmează a fi diseminată, embrionul este deja dezvoltat într-atît încît prezintă întreaga structură fundamentală a plantei. El se prezintă sub forma unui ax cilindric, la extremitatea căruia sînt atașate anumite apendice, reprezentate de unul sau două cotiledoane (fig. 5-5). Cotiledoanele sînt structuri cărnoase bogate în rezerve nutritive. (La unele plante, ca mazărea și fasolea, cotiledoanele preiau în întregime funcția de depozitare a re-

Fig. 5—5. Secțiune longitudinală prin embrionul unei plante dicotiledonate.



zervelor nutritive, astfel încît sămînța matură conține doar o cantitate mică de endosperm.) Dispoziția cotiledoanelor pe axul central și transformarea lor în organe fotosintetizatoare active în timpul germinării seminței dovedesc că ele pot fi considerate ca frunze modificate.

Cînd sămînța se apropie de maturitate, la cele două extremități ale axului cilindric se dezvoltă cîte o zonă de diviziune celulară numită *meristem apical*. Meristemul apical situat între cotiledoane va forma tulpina și frunzele, iar cel de la extremitatea opusă va forma rădăcina.

Creșterea plantei după ce sămînța a început să germineze prezintă trei aspecte distincte, pe care le vom analiza pe rînd. Primul constă în alungirea rădăcinii și a tulpinii (*creșterea primară*). Al doilea se referă la creșterea în grosime (*creșterea secundară*), care are loc în mod obișnuit la plantele lemnoase. În sfîrșit, al treilea constă în *formarea structurilor laterale* (frunze, ramuri și apendice florale).

Creșterea primară a rădăcinii

La plantele cu flori, alungirea se realizează, în primul rînd, prin formarea și creșterea unor celule din apropierea vîrfului rădăcinii și al tulpinii. Această modalitate de alungire, cunoscută sub numele de *creștere apicală*, trebuie deosebită de creșterea obișnuită a algelor filamentoase, ca *Spirogyra* și *Oedogonium*, la care toate celulele din lungimea filamentului sînt capabile de creștere și diviziune. Așa cum vom arăta, o altă formă de alungire, numită *creștere intercalară*, se caracterizează prin zone de creștere localizate în anumite puncte din lungimea tulpinii.

Existența creșterii apicale poate fi pusă în evidență prin procedee de marcare. De exemplu, o rădăcină aflată în creștere se marchează printr-un procedeu care să nu-i lezeze țesuturile, cum ar fi acoperirea cu praf de cărbune, și la diferite intervale de timp, se măsoară distanțele dintre marcaje. În regiunile mature ale rădăcinii, distanțele dintre marcaje nu se modifică. Mai spre vîrf, distanțele cresc un timp, apoi rămîn constante. În apropiere de zona apicală, marcajele se distanțează între ele mai mult și timp mai îndelungat (fig. 5-6). Presupu-

nînd că particulele de cărbune au rămas în contact cu celulele epidermice la care au aderat inițial, creșterea distanței dintre marcaje trebuie pusă pe seama alungirii țesuturilor aflate în spațiile dintre particule.

Procesele celulare implicate în creșterea diferitelor intervale pot fi identificate prin examenul microscopic al unor secțiuni prin vîrful rădăcinii adecvat colorate (fig. 5-7). În apropierea vîrfului rădăcinii se află o regiune cu celule relativ mici, dintre care unele prezintă mi-

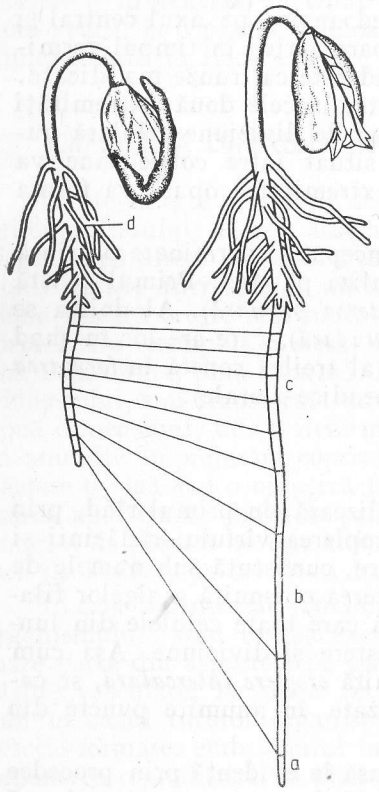


Fig. 5—6. Alungirea vîrfului rădăcinii (după V.A. Greulach și J.E. Adams, *An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 163).

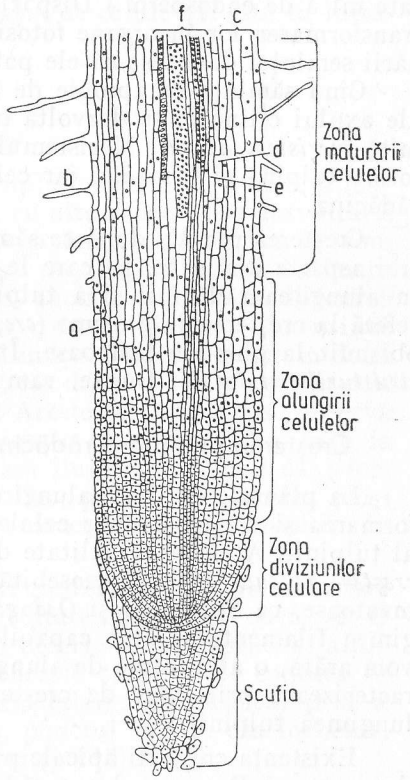


Fig. 5—7. Secțiune longitudinală printr-o rădăcină tînără de orz. *a*) Epidermă. *b*) Păr radicular (excrescență a unei celule epidermice). *c*) Scoarță. *d*) Endoderm. *e*) Periciclu *f*) Țesuturi conducătoare din stel în curs de diferențiere (după H.J. Fuller și O. Tippo, *College Botany*, Holt, 1949, p. 171).

toza surprinsă în momentul secționării. Deoarece celulele care se divid activ trebuie să treacă și printr-o perioadă, destul de lungă, de activități sintetice în interfază (Stern și Nanney, cap. 17), este foarte probabil că majoritatea celulelor din această regiune, care nu au fost surprinse în momentul diviziunii, erau implicate în sintezele și în mărirea volumului, necesare în vederea mitozei. Această regiune reprezintă *meristemul apical*; ea este situată adesea în milimetrul terminal al rădăcinii și nu depășește un sfert de milimetru în lungime.

Meristemul apical este delimitat și spre apex și spre bază de țesuturi în care nu se poate detecta activitate mitotică (la nivel microscopic, meristemul apical al rădăcinii, în pofida numelui său, este localizat la cca 100 μ de la vîrful rădăcinii). Zona apicală propriu-zisă, care nu conține celule în mitoză, denumită scufie, constă în celule parenchimatoase, care facilitează înaintarea rădăcinii în sol, prin secretarea unor substanțe mucilaginoase. Expansiunea rădăcinii printre particulele rezistente ale solului face ca suprafața celulelor scufiei să se distrugă și această pierdere este recuperată prin adăugarea neîncetată de celule formate în meristemul apical.

Toate celelalte țesuturi ale rădăcinii sînt dispuse la partea bazală a meristemului apical. Celulele acestor țesuturi continuă să se alungească un timp, după ce au încetat să se dividă, ceea ce dă naștere unei coloane centrale de viitoare celule vasculare, înconjurate de un cortex de celule parenchimatoase. Acesta, la rîndul său, este înconjurat de un strat de celule aplatizate (epiderma), dispus la suprafața rădăcinii.

Alungirea rădăcinii, evidențiată prin marcaje, se datorește deci unei combinații între creșterea și diviziunea celulelor din meristemul apical, pe de o parte, și alungirea celulelor care nu se divid, localizate la baza meristemului. Prin aceasta însă nu se încheie procesul formării rădăcinii; mai trebuie să se formeze tipurile bine definite de celule caracteristice pentru structura rădăcinii; totodată, rădăcina trebuie să dobîndească capacitatea de a absorbi apa și elementele nutritive din mediu și de a le transporta la tulpină. Fără a intra în detaliile diferențierii celulare, să examinăm aplicațiile creșterii rădăcinii din punctul de vedere al unei celule individuale ce ia naștere în meristemul apical.

Esența creșterii apicale constă în faptul că numai celulele care rămîn într-o zonă limitată a vîrfului rădăcinii continuă să se dividă. O celulă și descendenții ei pot ajunge la distanțe tot mai mari de apex, datorită creșterii altor celule. Odată depășită o anumită distanță, celula își încetează activitatea mitotică cît și cea mai mare parte a activităților de sinteză care însoțesc mitoza și trece într-o perioadă de alungire. În ansamblu, meristemul apical pierde celule cu aceeași viteză cu care formează noi celule, astfel încît el este relativ constant

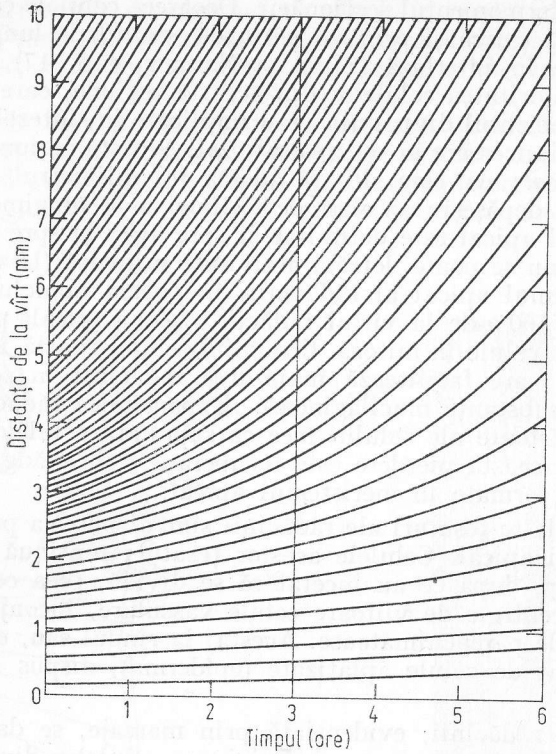


Fig. 5—8. Familie de curbe ce descriu deplasarea marcajelor față de vîrful rădăcinii, la porumb. Panta fiecărei curbe în punctul de intersecție cu verticala ($t = 3$ ore) este înscrisă în graficul din fig. 5—9 (puse la dispoziție de R.O. Erickson).

ca mărime. În prezent nu putem face decît simple speculații asupra eventualelor condiții locale din vîrful rădăcinii, care explică modificările activității celulelor individuale.

Recent s-a reușit descrierea cantitativă a procesului de alungire a vîrfului rădăcinii. Vîrfurile rădăcinii se marchează așa cum am menționat mai sus; apoi, printr-un procedeu fotografic, se înregistrează continuu deplasarea fiecărui marcaj față de apex. Se pot trasa o serie de curbe care reprezintă distanța fiecărui marcaj față de apex în funcție de timp (fig. 5—8). Se coboară o perpendiculară care să intersecteze aceste curbe, corespunzător unei valori arbitrar alese a lui t și se măsoară panta fiecărei curbe în punctul de intersecție. Se obțin astfel date pentru rata deplasării unui marcaj față de apex (dX/dt), care pot fi înscrise în funcție de distanța marcajului față de apex (fig. 5—9). După modul în care a fost obținută, se vede că valoarea dX/dt reprezintă raza alungirii

acelei părți a rădăcinii care este situată între punctul X și apexul rădăcinii. În termeni morfologici, dX este alungirea infinitezimală care s-a produs pe această porțiune în intervalul de timp dt. Toate celulele dintre 0 (vîrful rădăcinii) și X contribuie la această alungire.

Și mai interesantă este întrebarea: cu ce viteză se alungesc celulele în puncte succesive din lungimea vîrfului rădăcinii și cu ce frecvență intră diferitele celule în mitoză. Ideal ar fi să putem identifica fiecare celulă din lungimea rădăcinii. Acest lucru este mai dificil de realizat. Se poate însă face o aproximare utilă măsurînd panta în fiecare punct al curbei din fig. 5—9. Valoarea obținută, $d\,(dX/dt)/dX$, reprezintă rata cu care se modifică creșterea în funcție de distanța de la apex. În termeni morfologici, ea reprezintă rata relativă a alungirii unui foarte mic fragment al rădăcinii, dX (să reamintim că rata relativă de creștere este rata de creștere împărțită prin dimensiunea sistemului — vezi p. 146). Rata relativă a alungirii fiecărui element este înscrisă în funcție de X în graficul din fig. 5—10. Punctul în care celulele din vîrful rădăcinii se alungesc cu viteza cea mai mare este localizat la aproximativ 4 mm de la apex, în cazul plantulelor de porumb.

Considerații asemănătoare, pe care nu le vom mai prezenta în detaliu, au indicat că zona cu rata cea mai înaltă a diviziunii celulare (dn/ndt) în rădăcina plantulei de porumb se află la 1,5 mm de apex (fig. 5—11). Putem afirma deci că celulele originare din apropierea apexului rădăcinii, ca și descendenții lor, își măresc progresiv rata diviziunii celulare, pînă cînd ajung la 1,5 mm de apex și încetează complet să se mai dividă după ce ajung la 3 mm de apex. Ele continuă însă să se alungească cu viteză tot mai mare, pînă ce ajung la 4 mm de apex și încetează complet să crească dincolo de distanța de 10 mm de la vîrf.

Descrierea precisă a creșterii este esențială pentru o analiză a factorilor fiziologici care controlează rata diviziunii celulare și a măririi celulelor. Odată demonstrat faptul că diviziunea celulară atinge rata sa cea mai ridicată la 1,5 mm de la vîrf și încetează complet la o anumită distanță de acesta, am putea încerca să identificăm factorii fiziologici răspunzători. Clarificarea modului în care creșterea diferențiată determină forma organismului necesită studii speciale. Așa cum vom vedea, aceasta este însă o problemă foarte generală, care se pune în studiul dezvoltării tuturor organismelor pluricelulare și a cărei soluționare în orice caz concret ar reprezenta o realizare remarcabilă.

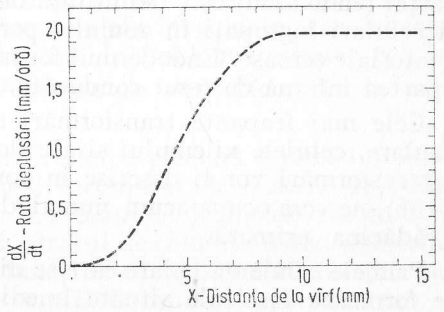


Fig. 5—9. Rata deplasării marcajelor de la vîrful rădăcinii la porumb (după R.O. Erickson și K. Sax, Proc. Amer. Phil. Soc., *100*, 1956, p. 494).

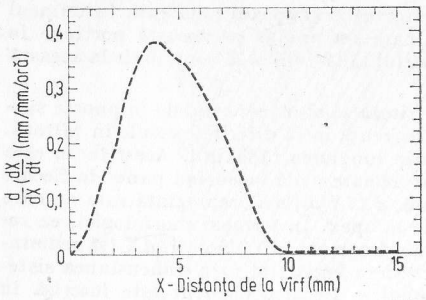


Fig. 5—10. Rata relativă a alungirii elementelor succesive (*dx*) în rădăcina de porumb (după R.O. Erickson și K. Sax, Proc. Amer. Phil. Soc., *100*, 1956, p. 495).

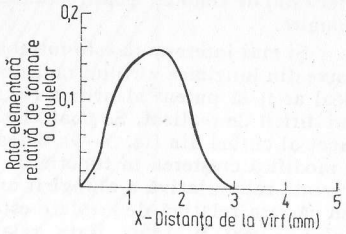


Fig. 5—11. Rata elementară relativă a formării celulelor în vîrful rădăcinii de porumb.

Diferențierea celulelor subapicale. În toate cazurile în care se formează celule în cursul creșterii, contribuția lor la masa totală nu este întîmplătoare; dimpotrivă, ele participă întotdeauna în mod specific la diferențierea structurilor și la funcționalitatea organismului. Creșterea însoțită de diviziune celulară furnizează materialul brut pentru diferențiere.

În dezvoltarea primară a rădăcinii, o celulă care a fost împinsă spre partea bazală a meristemului apical începe în curînd să manifeste caractere de diferențiere observabile la microscop. În mod caracteristic, calitatea transformărilor sale ulterioare este în concordanță cu poziția sa. Astfel, de exemplu, anumite celule ale epidermei, și anume celulele purtătoare de peri, produc — fiecare — cîte un apendice lateral, care pătrunde în solul înconjurător și absoarbe apa și soluțiile de săruri (fig. 5-7). Celulele scoarței la gimnosperme și dicotiledonate rămîn sub formă de celule parenchimatoase, cu pereți subțiri, vacuole centrale mari și spații intercelulare evidente (fig. 5-12). Partea internă a scoarței (endoderm) este delimitată de un singur strat de celule cu pereți celulari îngroșați în anumite porțiuni prin depozitare de lignină și materiale ceroase. Endodermul formează un cilindru ce separă scoarța de partea internă de țesut conducător.

Cele mai frapante transformări se observă în cazul elementelor vasculare, celulele xilemului și ale floemului. Deoarece detaliile acestor transformări vor fi descrise în contextul problemelor diferențierii (p. 186), ne vom ocupa acum numai de dispoziția celulelor respective în rădăcina primară.

Primele celule vasculare care se diferențiază sînt celulele liberiene, care formează fascicule situate imediat sub endoderm. Mai departe,

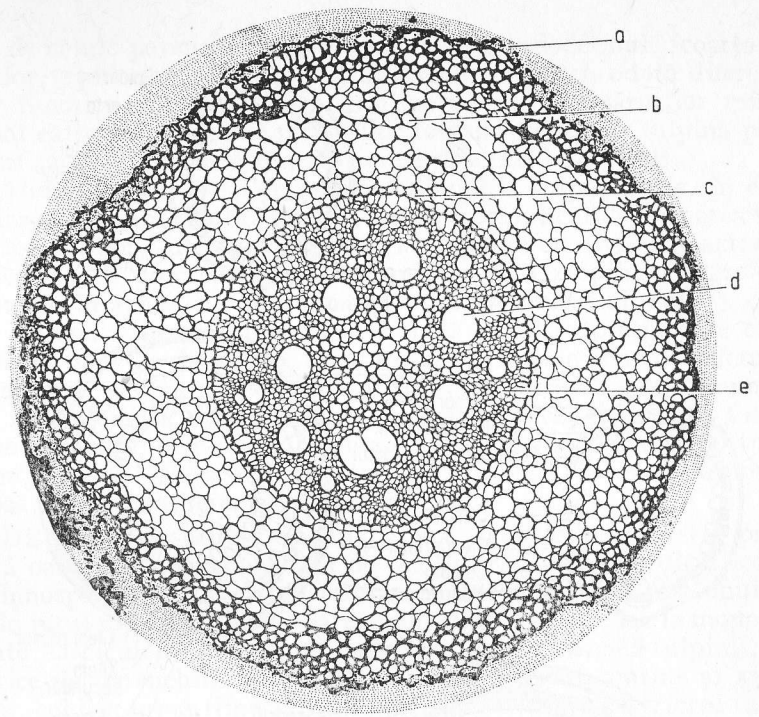


Fig. 5—12. Secțiune transversală prin rădăcina de porumb. *a*) epidermă, *b*) scoarță, *c*) endoderm, *d*) xilem primar, *e*) floem primar (Copyright General Biological Supply House, Inc., Chicago).

de-a lungul rădăcinii apar mănunchiuri de vase lemnoase formate prin alungirea celulelor situate între elementele de floem. Primele elemente liberiene și lemnoase se diferențiază înainte de încheierea alungirii celulelor înconjurătoare. Pe măsură ce vîrful rădăcinii se alungește și mai mult, aceste celule devin tot mai puțin active, iar pînă la urmă funcțiile lor sînt preluate de către celulele învecinate, care continuă diviziunea și alungirea mai mult timp. În final, majoritatea celulelor situate central față de primele elemente se vor diferenția în celule lemnoase.

Structura care ia naștere prin creșterea primară a rădăcinii constă deci dintr-un miez central lemnos, înconjurat de o serie de cilindri formați din alte tipuri de celule. La plantele lemnoase, la care mai tîrziu are loc creșterea secundară, stratul de celule imediat adiacent la xilem formează cambiul, despre funcțiile căruia vom discuta în paragraful următor. În jurul acestuia se află floemul și, apoi, succesiv, un

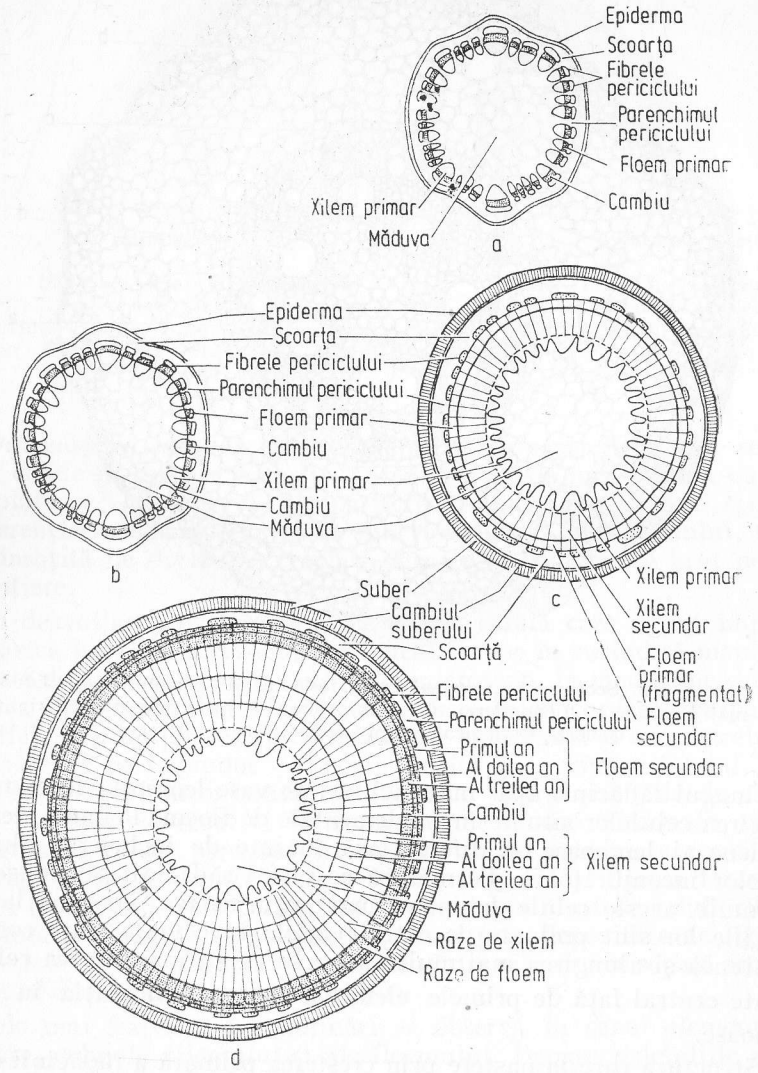


Fig. 5—13. Secțiune transversală prin rădăcina unei plante dicotiledonate în patru faze succesive de dezvoltare. *a*) Tulpina primară complet diferențiată. *b*) Originea cambiului. *c*) După un an de creștere secundară. *d*) După trei ani de creștere secundară (după R.M. Holman și W.W. Robbins, *Elements of Botany*, Wiley, 1940, p. 64).

strat de celule parenchimatoase (periciclul), endodermul, scoarța și, la exterior, epiderma. Întregul complex de țesuturi, odată diferențiat, poate funcționa în absorbția și transportul apei și sărurilor minerale din sol către tulpină și al produșilor fotosintezei de la tulpină pînă la apexul rădăcinii (aceste funcții vor fi descrise la p. 244).

Alungirea tulpinii. Mecanismul alungirii tulpinii este, în esență, similar cu cel din cazul rădăcinii, dar este complicat de formarea simultană a frunzelor. În special distribuția celulelor cu diviziune activă este influențată de procesul formării frunzelor. Diviziunile celulare nu au loc numai în apex (care nu prezintă un corespondent al scufiei), ci și la baza fiecărei viitoare frunze, astfel încît vîrful tulpinii poate conține o serie de zone de diviziune, separate între ele prin zone de diferențiere mai mature. (Punctul de atașare a frunzei de tulpină poartă numele de *nod*, iar porțiunea dintre noduri — *internod*; vezi fig. 5-18.) Cu toate aceste diferențe, celulele individuale ale vîrfurilor rădăcinii și tulpinii parcurg aceeași succesiune de transformări, de la apariția lor prin mitoză, pînă la diferențierea completă.

Dispoziția țesutului vascular după încheierea creșterii primare diferă oarecum în tulpină, față de cea din rădăcină. La dicotiledonate și gimnosperme, fasciculele vasculare sînt dispuse în forma unui cilindru în jurul unei măduve de parenchim (fig. 5-13 A), iar la monocotiledonate, fasciculele sînt răspîndite neregulat în grosimea tulpinii, într-o matrice de parenchim (fig. 5-14). Fiecare fascicul conține și xilem și floem, cel din urmă fiind întotdeauna plasat înspre exteriorul tulpinii.

Țesuturile din jurul regiunii vasculare a tulpinii pot fi organizate într-un mod foarte asemănător cu cel din cazul rădăcinii, putînd consta dintr-o scoarță formată din cîteva straturi de celule și o epidermă, la

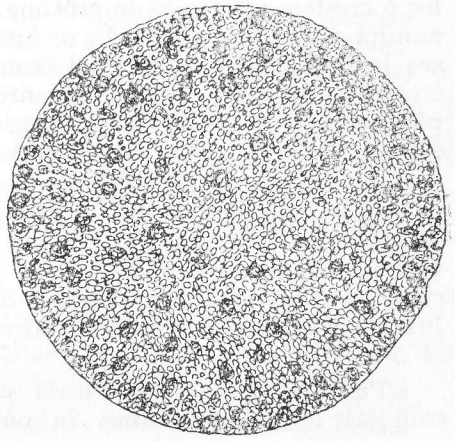


Fig. 5—14. Secțiune transversală prin tulpina unei plante monocotiledonate (după R.M. Holman și W.W. Robbins, *Elements of Botany*, Wiley, 1940, p. 78).

suprafață. La numeroase monocotiledonate însă, scoarța lipsește, iar majoritatea fasciculelor vasculare sînt localizate adiacent epidermei.

Meristemele apicale și zonele de alungire asociate sînt răspunzătoare, cu mici modificări, de dezvoltarea rădăcinii și a tulpinii la toate plantele vasculare. Una dintre cele mai remarcabile trăsături, ale acestui sistem este potențialul său de creștere nelimitată. Deși distanțele la care are loc transportul materialelor între rădăcină și frunze, sînt bine definite, rădăcina și tulpina au un potențial de alungire lineară practic nesfîrșit (într-adevăr, dacă se izolează în cultură de celule zonele apicale de creștere, ele manifestă capacitatea de a crește la infinit).

Creșterea apicală se întîlnește și la ciupercile pluricelulare, cărora le asigură aspectul invadant, și la unele alge pluricelulare, ca *Fucus*, dar zonele de creștere apicală, cu caracterul lor embrionar (apte a se autoperpetua), nu au corespondent în dezvoltarea majorității animalelor. Regiunile de diviziune celulară la animale sînt responsabile, în general, de producerea doar a cîtorva tipuri de celule (p.149) și nu a întregului complex de tipuri celulare ce alcătuiesc organismul. Excepția cea mai frapantă de la această regulă este reprezentată de zona de creștere de la *Hydra* (p.102) și de apexul stolonului (p.115) responsabil de formarea coloniei de *Cordylophora*. Prezența meristemului apical este o caracteristică importantă a plantelor sedentare, care depinde de posibilitatea unei creșteri invadante pentru a-și asigura cantitatea necesară de elemente nutritive.

Creșterea secundară

Structurile care se formează prin creștere apicală nu au întotdeauna mărimea definitivă a rădăcinii sau a tulpinii. De aceea, are loc o creștere ulterioară în grosime, complet independentă de alungire, numită *creștere secundară*. Ea se întîlnește în special la plantele lemnoase; la unii arbori, diametrul trunchiului și al rădăcinii continuă să crească sute de ani. Chiar și plantele anuale și cele ierboase, ale căror părți aeriene se vestejesc în fiecare an, manifestă o oarecare îngroșare secundară, după ce încetează alungirea.

Creșterea secundară la plantele lemnoase este realizată în principal pe seama cambiului, un strat de celule meristematice situat între xilem și floem. În tulpină, cambiul este la început limitat la fasciculele vasculare, dar, cu timpul, benzile separate de cambiu se unesc într-un cilindru continuu, prin reluarea activității meristematice a unor celule din parenchim, situate între fasciculele vasculare (fig. 5-13 *b* și 5-15).

Pe o secțiune transversală prin tulpină sau rădăcină, celulele cambiale apar de talie mică, în comparație cu celulele puternic diferen-

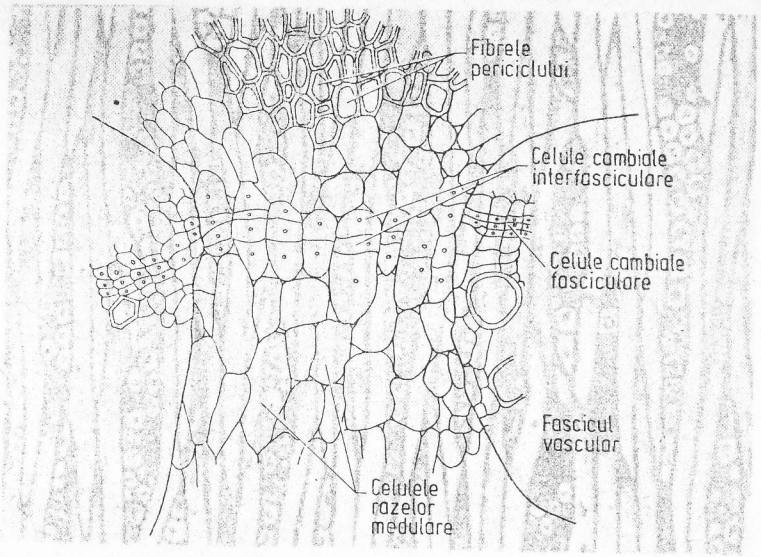


Fig. 5—15. Formarea cambiului în parenchimul dintre fasciculele vasculare, în tulpina unei plante dicotiledonate (după R.M. Holman și W.W. Robbins, *Elements of Botany*, Wiley, 1940, p. 66).

țiate ale xilemului și ale floemului. Pe secțiuni longitudinale tangente la stratul de cambiu, ele apar însă foarte diferite (fig. 5-16), unele celule cambiale apar neobișnuit de lungi, iar altele, care alcătuiesc grupuri între celulele alungite, sînt aproape izodiametrice. Acestea din urmă dau naștere straturilor radiale de parenchim ce se întîlnesc în xilemul și floemul matur (p. 190), iar majoritatea descendenților celulelor alungite se transformă în fibre și celule vasculare. Geometria celulelor alungite, care pot ajunge la lungimi de 5—100 de ori mai mari decît lățimea lor, ridică probleme speciale în momentul diviziunii celulare. Cele mai multe se divid tangențial, paralel cu axa longitudinală, astfel încît fiecare celulă fiică va fi exact la fel de lungă ca celula mamă, dar, la început, pe jumătate de lată. În alte cazuri, mitoza divide celula aproximativ transversal, perpendicular pe axa lungă, dînd naștere la celule fiice de lungime egală cu jumătate din lungimea celulei mamă; urmează, în continuare, o perioadă de alungire în care celulele fiice cresc printre celulele învecinate, pînă cînd ajung la lungimea celulei mamă inițiale.

Cum circumferința tulpinii și a rădăcinii crește de la un an la altul, stratul cambial trebuie să crească și el, pentru a-și păstra forma

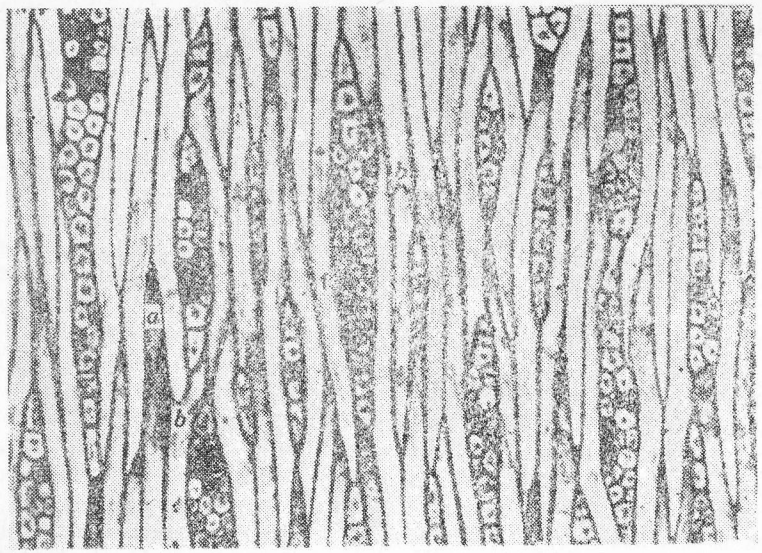


Fig. 5—16. Secțiune tangențială în cambiu la nuc; se observă aglomerări de celule izodiametrice (primordiile razelor) dispuse printre celule alungite (primordiile elementelor fusiforme) (după K. Esau, *Plant Anatomy*, Wiley, 1953, p. 634).

de cilindru continuu, în jurul xilemului masiv, în creștere. Creșterea cambiului are loc prin formarea de celule fiice dispuse tangențial față de perimetrul cilindrului cambial. Totuși, în majoritatea diviziunilor celulare cambiale, una dintre celulele fiice rămîne în cambiu, iar cealaltă se localizează fie spre centru, în zona cu celule ce se diferențiază în xilem, fie spre periferie, în stratul de viitoare celule liberiene. Desfășurarea diferențierii acestor celule va fi descrisă la p. 190.

Dezvoltarea structurilor laterale. Creșterea plantelor terestre vasculare a fost prezentată mai sus ca și cum acestea ar consta numai din rădăcină și tulpină, care cresc în direcții opuse una față de alta. Pentru a apropia imaginea de realitate, trebuie să amintim și de existența apendicelor laterale. Rădăcinile și tulpinile poartă și frunze și flori. Dezvoltarea fiecăreia dintre aceste structuri laterale este un fenomen complex, în special din punctul de vedere al diversității formării lor la diferite specii de plante. Nu vom discuta aici decît despre primele faze ale fenomenului.

La dicotiledonate și gimnosperme, rădăcinile laterale se formează în acele regiuni ale rădăcinii care și-au încheiat creșterea primară. Un grup de celule parenchimatoase situate între floem și endodermul rădăcinii primare își reiau creșterea și diviziunile celulare (fig. 5—17). Mugurele de celule astfel format crește și, în cele din urmă, străbate cortexul și epiderma. În continuare, el se comportă exact ca și vîrful unei rădăcini principale angajate în creșterea primară. Deoarece, în cazul rădăcinii, mugurele se formează în vecinătatea țesutului vascular, se realizează conexiuni funcționale între xilemul și floemul său și cele ale rădăcinii principale, prin diferențierea corespunzătoare a celulelor nou formate. La plantele lemnoase cambiul ramificației se continuă și el cu cel al rădăcinii principale, astfel încît producția de xilem și floem secundar este coordonată îndeaproape cu cea din rădăcina principală.

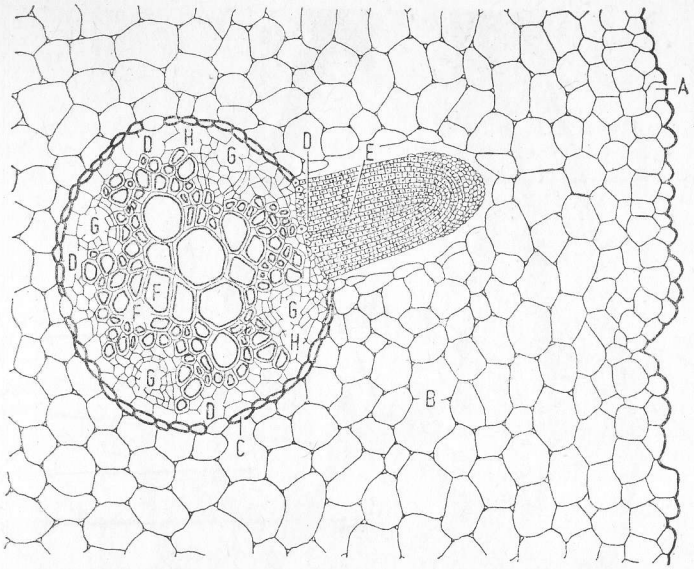


Fig. 5—17. Formarea unei rădăcini laterale din celulele parenchimului din interiorul endodermului (periciclu). *A*) Epidermă. *B*) Scoarță. *C*) Endoderm. *D*) Periciclu. *E*) Rădăcină laterală formată din periciclu. *F*) Xilem. *G*) Floem (după H.J. Fuller și O. Tippo, *College Botany*, Holt, 1949, p. 174).

Formarea structurilor laterale ale tulpinii este diferită, deoarece în timpul creșterii primare la vîrf se formează și primordiile frunzelor și mugurii ramurilor laterale. Primele primordii foliare apar sub forma unor mici protuberanțe situate în imediata apropiere a apexului (fig. 5—18). Acestea se formează prin creșterea și diviziunea celulelor epidermice și subepidermice, situate, de obicei, foarte aproape de centrul apexului. Frunza se formează printr-o creștere ascendentă a primordiului, deoarece din creșterea ulterioară a apexului rezultă noi celule (care vor forma țesutul internodului), localizate între apex și primordiul foliar.

Formarea frunzelor ridică două probleme generale. Una se referă la factorii care determină locul formării frunzelor. Aproape toate speciile de plante prezintă o dispoziție destul de precisă a frunzelor. Ele pot fi dispuse în perechi, de o parte și de alta a tulpinii, perechile succesive formînd între ele un unghi de 90°. Mai frecvent, frunzele sînt dispuse elicoidal pe tulpină, cu un unghi de divergență între ele mai mult sau mai puțin constant. Factorii care controlează punctele de origine ale primordiilor foliare au fost intens cercetați. Oricare ar fi natura lor, se pare că ei acționează la nivelul apexului determinînd care celule anume vor începe creșterea laterală pentru a produce

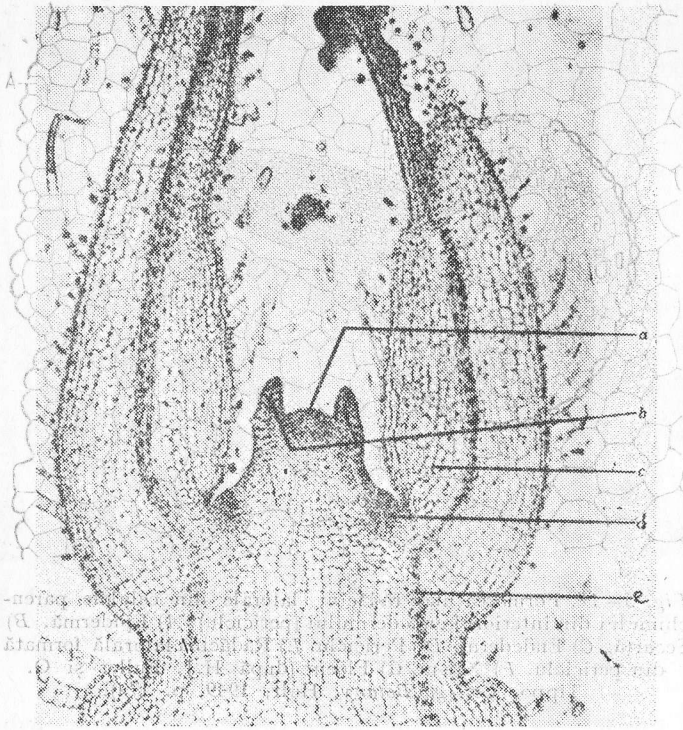


Fig. 5—18. Secțiune longitudinală mediană prin vîrful tulpinii la *Coleus*. *a*) Meristem apical. *b*) Primordii foliare la primul nod. *c*) Frunză tînără la al treilea nod. *d*) Primordia unui mugure lateral în axila unei frunze tinere. *e*) Fascicul provascular (Copyright, General Biological Supply House, Inc., Chicago, după V.A. Greulach și J.E. Adams, *An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 128).

primordiile. Una din posibilități ar fi ca înșeși celulele apicale „să-și amintească" unde și cînd a apărut ultimul primordiu foliar, asigurînd formarea următorului în poziția adecvată. O altă posibilitate ar fi ca ultimele primordii formate să influențeze locul formării următoarelor.

Unul dintre cele mai sugestive experimente în favoarea acestor ipoteze a constat în secționarea apexului tulpinii la *Epilobium* (plantă care, în mod normal, are frunze opuse), izolîndu-se împreună meristemul apical și unul dintre ultimele primordii de perechea acestuia. Apexul continuă să crească, dar noile primordii foliare sînt acum dispuse în spirală pe tulpină (fig. 5—19). Despărțirea unui primordiu foliar de perechea sa a determinat deci o perpetuare a defectului, ceea ce demonstrează clar implicarea primordiilor foliare înșeși în determinarea locului următoarelor primordii.

A doua problemă importantă privind formarea frunzelor se referă la mecanismele prin care o mică denivelare de pe suprafața apexului tulpinii, ce nu depășește cîteva zeci de microni în diametru, dă naștere frunzei, structură plană, cu o suprafață de cîțiva centimetri pătrați. Etapa inițială în această transformare este creșterea ascendentă a unei proiecții digitiforme ce pornește de la primordiu. Un timp, excrescența

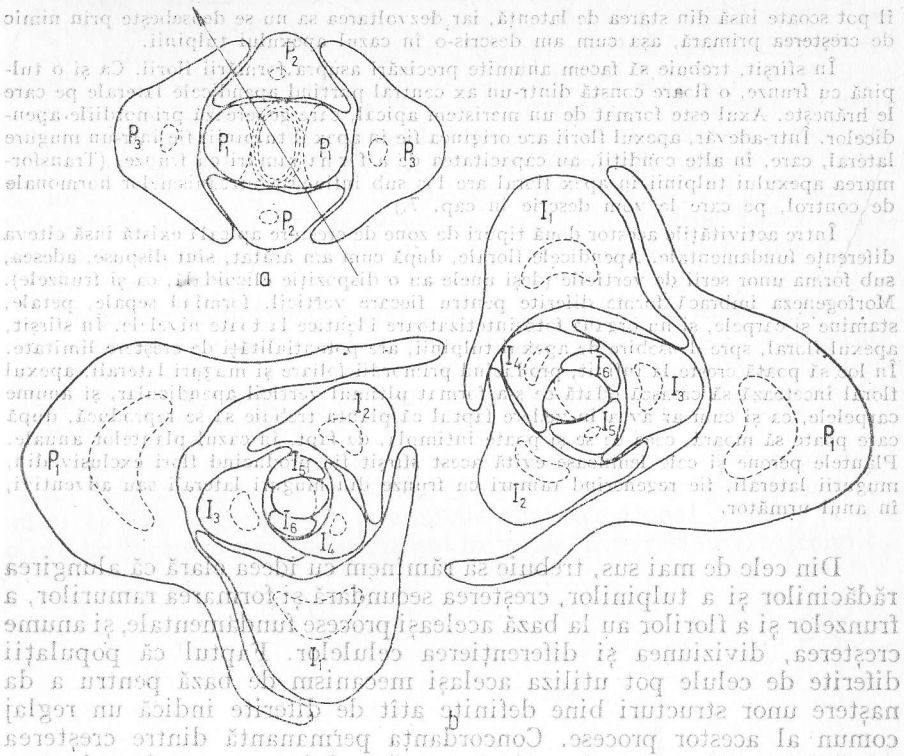


Fig. 5—19. Secțiune transversală prin vîrful tulpinii la *Epilobium*. *a*) Dispoziția normală a frunzelor; săgeata indică planul în care s-a efectuat secționarea experimentală; P_1, P_2 și P_3 sînt perechile de frunze prezente în momentul operației. *b*) I_1, I_2 etc. sînt frunzele formate după secționare (după M. Snow și R. Snow, *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B, 225, 1935, p. 66).

prezintă o zonă apicală de creștere, cu diviziuni celulare active, dar, după o scurtă perioadă, diviziunile celulare se pot detecta pe toată lungimea sa. Cea mai mare parte a acestei structuri va forma, în cele din urmă, axul frunzei ce se va diferenția în pețiol și nervura mediană. Limbul frunzei se formează din colcane de celule situate de ambele părți ale excrescenței digitiforme, care, reluîndu-și activitatea meristematică, cresc lateral față de nervura mediană aflată în curs de diferențiere. Nu vom mai discuta celelalte fenomene, ca mărirea suprafeței, conturarea formei și diferențierea celulară prin care se va forma structura definitivă a frunzei. În principiu, acestea implică aceleași mecanisme celulare de dezvoltare descrise în cazul tulpinii, deosebirile privind locul și momentul în care se produc.

Mugurii laterali din care vor lua naștere ramurile se formează la noduri, la scurt timp după formarea primordiului foliar și într-o poziție apicală față de acesta, prin creșterea straturilor superficiale de celule, ce dau naștere unei mici proeminențe între tulpină și baza frunzei. Odată format, un mugure lateral poate rămîne în stare latentă o perioadă de timp destul de lungă. Mecanismele [illegible]

îl pot scoate însă din starea de latență, iar dezvoltarea sa nu se deosebește prin nimic de creșterea primară, așa cum am descris-o în cazul apexului tulpinii.

În sfîrșit, trebuie să facem anumite precizări asupra formării florii. Ca și o tulpină cu frunze, o floare constă dintr-un ax central purtînd apendicele laterale pe care le hrănește. Axul este format de un meristem apical, care generează primordiile apendicelor. Într-adevăr, apexul florii are originea fie în apexul tulpinii, fie într-un mugure lateral, care, în alte condiții, au capacitatea de a forma ramuri cu frunze. (Transformarea apexului tulpinii în apex floral are loc sub influența mecanismelor hormonale de control, pe care le vom descrie în cap. 7.)

Între activitățile acestor două tipuri de zone de creștere apicală există însă cîteva diferențe fundamentale. Apendicele florale, după cum am arătat, sînt dispuse, adesea, sub forma unor serii de verticile (deși unele au o dispoziție elicoidală, ca și frunzele). Morfogeneza îmbracă forme diferite pentru fiecare verticil, formînd sepale, petale, stamine și carpele, și nu organe fotosintetizatoare identice la toate nivelele. În sfîrșit, apexul floral, spre deosebire de apexul tulpinii, are potențialități de creștere limitate. În loc să poată crește la infinit, producînd primordii foliare și muguri laterali, apexul floral încetează să crească odată ce s-a format ultimul verticil apendicular, și anume carpelele, ca și cum ar avea în vedere faptul că planta trebuie să se reproducă, după care poate să moară, ceea ce se și poate întîmpla, de fapt, în cazul plantelor anuale. Plantele perene și cele lemnoase evită acest sfîrșit fie producînd flori exclusiv din, mugurii laterali, fie regenerînd ramuri cu frunze din muguri laterali sau adventivi, în anul următor.

Din cele de mai sus, trebuie să rămînem cu ideea clară că alungirea rădăcinilor și a tulpinilor, creșterea secundară și formarea ramurilor, a frunzelor și a florilor au la bază aceleași procese fundamentale, și anume creșterea, diviziunea și diferențierea celulelor. Faptul că populații diferite de celule pot utiliza același mecanism de bază pentru a da naștere unor structuri bine definite atît de diferite indică un reglaj comun al acestor procese. Concordanța permanantă dintre creșterea celulei și localizarea sa în cadrul organismului sugerează faptul că o parte a controlului se exercită prin intermediul relațiilor cu celulele învecinate. Teoria controlului creșterii diferențiate prin mecanisme hormonale (p. 270) oferă o explicație generală a mecanismelor acestui proces, deși problema rămîne încă deschisă pentru studii viitoare.

MIȘCĂRILE MORFOGENETICE

Creșterea diferențiată este numai unul dintre cele două mecanisme ce pot determina modificări ale formei. Migrarea celulelor poate fi și ea un factor important în modelarea formei organismelor. Mișcările morfogenetice, după cum au fost numite aceste activități, reprezintă un component universal al primelor stadii în dezvoltarea animalelor. Cu excepția unor sugestive exemple oferite de unele alge și mixomicete, ele nu se întîlnesc la plante, la care existența peretelui celular este, în general, incompatibilă cu mobilitatea celulelor.

Există cazuri în care modificările de formă se explică complet fie prin mișcări morfogenetice, fie prin creșterea diferențiată. Am descris pînă acum creșterea diferențiată în absența mișcărilor morfogenetice la plantele cu flori. La mixomicete (p. 86), după încheierea perioadei de nutriție, corpurile de fructificație se formează în mare măsură exclusiv prin mișcări morfogenetice, fără să aibă loc și procesul de creștere. Astfel de mișcări pot genera cu precizie anumite structuri cu forme atît de tipice, încît pot servi drept criterii de clasificare. Diferențele interspecifice în structura corpurilor de fructificare pot fi utilizate, de exemplu, în determinarea speciilor de mixomicete (fig. 5-20).

Mișcările morfogenetice sînt mult mai complicate în cazul embrionului animal, ele coexistînd cu procesele de creștere; embrionii multor specii își sporesc considerabil masa în perioada mișcărilor celulare din timpul morfogenezei. În plus, diferențierile celulare rezultate dau naștere la numeroase tipuri de celule.

Înainte de a analiza această problemă în detaliu, este necesar să facem o incursiune în domeniul fenomenelor ulterioare fecundării oului (p 126). Zigotul, care la animale este excepțional de mare pentru o celulă, începe o serie de diviziuni mitotice, care restaurează condiția

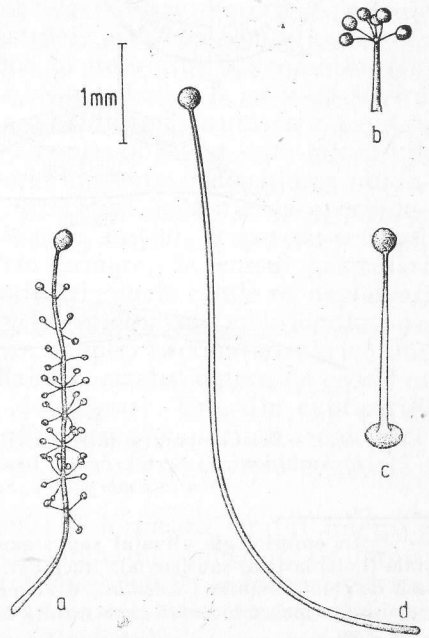


Fig. 5—20. Corpuri de fructificare la cîteva specii de mixomicete. *a*) *Polysphondilium pallidum. b*) *Dictyostelium polycephalum. c*) *D. discoideum. d*) *D. mucoroides* (după J.T. Bonner, *The Cellular Slime Molds*, Princeton, 1959, p. 20).

de organism pluricelular. În general, masa totală a sistemului rămîne practic neschimbată în această perioadă, avînd loc o reducere progresivă a taliei celulelor. Pentru acest motiv, procesul este adesea numit *clivare*[16].

Geometria diviziunii zigotului variază în funcție de cantitatea și localizarea vitelusului. Într-un ou relativ sărac în vitelus, cum este cel de la mamifere, sau de la ariciul-de-mare, prima diviziune mitotică clivează oul în două jumătăți, iar următoarele se desfășoară analog. Clivările succesive dau naștere unui agregat pluricelular, numit *blastulă*, care, în general, păstrează forma de ansamblu a oului inițial. În interiorul blastulei se află o cavitate numită *blastocel*, astfel încît blastula este, de fapt, o sferă goală în interior, cu un perete format din unul sau mai multe straturi de celule (fig. 5-21 a—b).

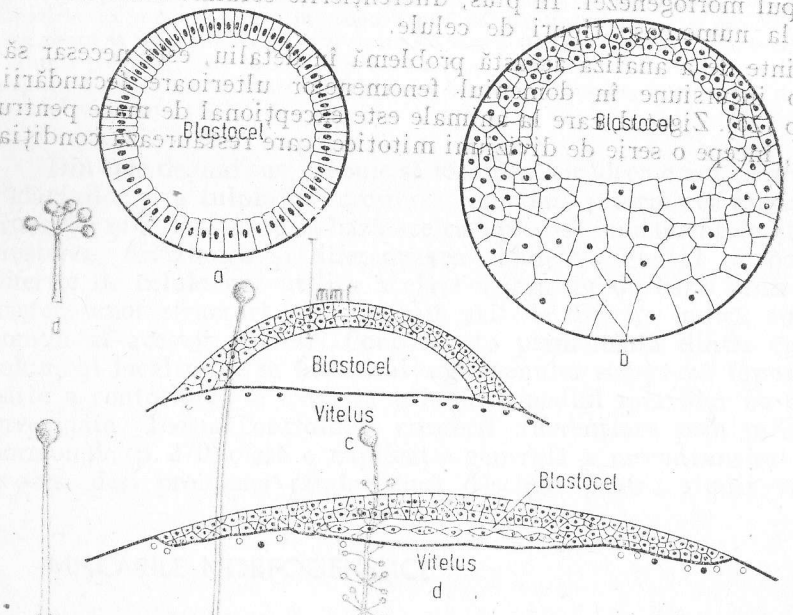


Fig. 5—21. Comparație între diferite tipuri de blastule. *a*) Echinoderme. *b*) Amfibieni. *c*) Pești cscși. *d*) Păsări (după B.I. Balinsky, *An Introduction to Embryology*, Saunders, 1960, p. 85).

[16] În embriologie clivajul sau segmentarea constă în subimpărțirea succesivă totală (holoblastică) sau parțială (meroblastică) a oului (animalelor și plantelor) într-o masă de celule numite *blastomere*; diviziunile de segmentare sînt totdeauna diviziuni mitotice; forma embrionară care rezultă la sfîrșitul segmentării se numește *blastulă* (*n. ed. rom.*).

În cazul ouălor ce conțin cantități mari de vitelus, cum sînt cele ale păsărilor și ale peștilor, citoplasma se adună pe una din părțile vitelusului și se divide, formînd o calotă superficială de celule, fără să înceapă măcar să cliveze masa de vitelus. Calota turtită de la suprafața acestuia poartă numele de *blastoderm* (fig. 5-21 *c—d*). Ea reprezintă echivalentul blastulei, singura deosebire constînd în faptul că este încărcată cu o mare cantitate de vitelus.

Urmează în continuare o perioadă de restructurări, prin care celulele blastulei sau ale blastodermului încep formarea embrionului. Ca proces formativ ce se desfășoară în cele trei dimensiuni ale spațiului și în a patra dimensiune, timpul, mișcările celulare ce conturează forma embrionului sînt greu de descris prin figuri bidimensionale. Totuși, la cîteva animale la care embrionii se dezvoltă din blastule, primele stadii ale procesului sînt relativ clare și, din punctul nostru de vedere, va fi suficient să facem generalizări pornind de la un singur exemplu. Este bine să împărțim întregul proces în două etape: mai întîi, transformarea blastulei în gastrulă și, apoi, a gastrulei în embrion.

Formarea gastrulei

La *Amphioxus*, blastula constă dintr-o sferă formată dintr-un strat de celule ce închide un blastocel relativ mare. Formarea gastrulei începe prin turtirea unei părți a blastulei, urmată de invaginarea ei și de formarea unui buzunar ce pătrunde în interiorul blastocelului (fig. 5-22). Procesul continuă pînă cînd blastula devine o *gastrulă* sferică, alcătuită din două straturi de celule, și fiind prevăzută cu o cavitate în interior. În acest caz, blastocelul, complet obliterat, este înlocuit de o nouă cavitate ce comunică cu exteriorul printr-o deschidere numită *blastopor*. Celulele care rămîn la exteriorul gastrulei acoperindu-i toată fața externă provin din celulele care, inițial, acopereau cel mult jumătate din suprafața blastulei. Prin urmare, în cursul gastrulării se produc două tipuri principale de mișcări: unele celule se deplasează spre interior, unde vor forma țesuturile interne ale embrionului, iar altele migrează spre exterior, unde vor acoperi suprafața embrionului. E interesant că, la majoritatea animalelor, stratul extern de celule nu își pierde niciodată acest potențial de migrare. Una din explicațiile vindecării unor leziuni la animale este tocmai capacitatea epidermei de a se extinde peste țesuturile expuse, pînă la acoperirea completă a leziunii.

Celulele care invadează blastocelul și formează stratul intern al gastrulei se subdivid curînd așa încît animalul ajunge să fie format din trei straturi concentrice: endoderm, mezoderm și ectoderm. Stratul extern este *ectodermul*, din care se va dezvolta epiderma și sistemul nervos. Stratul intern, care va forma pereții tubului digestiv și glan-

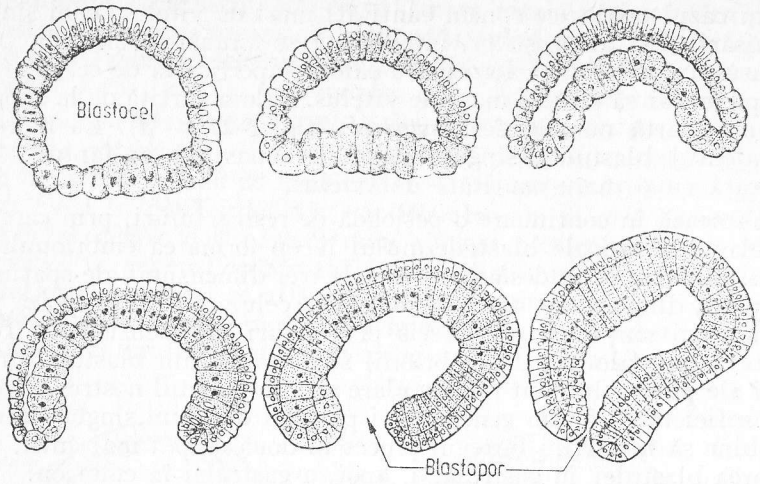


Fig. 5—22. Gastrulația la *Amphioxus* (după E.G. Conklin, 1932, în B.I. Balinsky, *An Introduction to Embryology*, Saunders, 1960, p. 128).

dele anexe, este *endodermul*. Celălalt strat va forma țesuturile muscular, vascular și de susținere, situate între ectoderm și endoderm și poartă numele de *mezoderm*. Distincția dintre aceste trei straturi poate fi făcută într-un anumit stadiu din dezvoltarea celor mai multe animale pluricelulare, cu excepția celenteratelor, la care mezodermul este foarte redus sau lipsește complet. Originea celor trei straturi germinative prin mișcări morfogenetice dintr-o blastulă sau dintr-un blastoderm, ca și numeroasele paralelisme din dezvoltarea lor ulterioară, prezintă un grad înalt de generalitate, în comparație cu diversitatea tipurilor adulte, care vor lua naștere pînă la urmă.

Formarea embrionului

Formarea gastrulei este doar o etapă intermediară în perioada mișcărilor morfogenetice, deoarece activitățile de cutare și migrare continuă pînă la formarea embrionului, ale cărui structuri anunță morfologia organismului adult. La vertebrate, pe care le vom utiliza ca exemplu, punctul culminant al perioadei mișcărilor morfogenetice este înfățișat în fig. 5-23.

Embrionul la vertebrate este aproximativ cilindric. El este prevăzut cu un înveliș extern numit etoderm, perforat de stomadeum (gură) și proctodeum (anus) la cele două extremități. Între gură și anus, prin

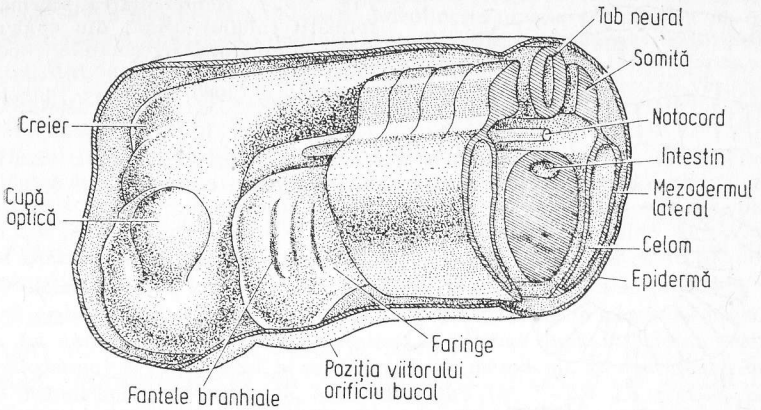


Fig. 5—23. Structura embrionului la vertebrate. Este reprezentată numai jumătatea anterioară; epiderma a fost îndepărtată de pe partea stîngă pentru a expune structurile interne (după C.H. Waddington, *Principles of Embryology*, George Allen and Unwin, 1956, p. 7).

partea centrală a embrionului, se întinde *intestinul*. Situat dorsal față de intestin, se află un cordon de celule *(notocordul)* iar dorsal față de acesta, o altă structură tubulară, numită *tub neural*, care va forma cea mai mare parte a sistemului nervos. De ambele părți ale tubului neural și ale notocordului se află o serie de grupări de celule, numite *somite*. O pătură dublă de celule (lama laterală) se extinde lateral și ventral, pornind de la cele două rînduri de somite, înconjurînd intestinul pe ambele părți și întîlnindu-se în lungul liniei mediane a părții ventrale. Mai departe vom examina modul în care un embrion cu această structură poate fi format din straturile concentrice de celule ce alcătuiesc gastrula.

Una din primele etape în această transformare este subîmpărțirea ectodermului în două părți, epiderma și tubul neural. La majoritatea vertebratelor, primele semne ale formării tubului neural apar atunci cînd celulele octodermice situate de-a lungul viitoarei linii mediane a embrionului se transformă din celule epiteliale cubice în celule cilindrice (fig. 5—24). Placa îngroșată care se formează astfel se invaginează formînd un șanț; cînd marginile șanțului se apropie între ele și apoi fuzionează, ia naștere o structură tubulară, situată imediat sub epidermă. În sfîrșit, tubul se separă de viitoarele celule epidermice, care acoperă suprafața embrionului de deasupra sa. Pe măsură ce se produce acest fenomen, un grup de celule de la contactul dintre tubul neural și epidermă se separă de ambele structuri și se dispun de o parte și de alta a tubului neural. Aceste celule, care formează crestele neurale (ganglionare), participă, împreună cu tubul neural, la diferențierea ulterioară a sistemului nervos.

Cînd este complet format, tubul neural este o structură alungită, ce străbate embrionul pe toată lungimea sa, în partea dorsală. În lungime, el se împarte în două regiuni morfologice distincte. Pe cea mai mare parte este un tub subțire din care se

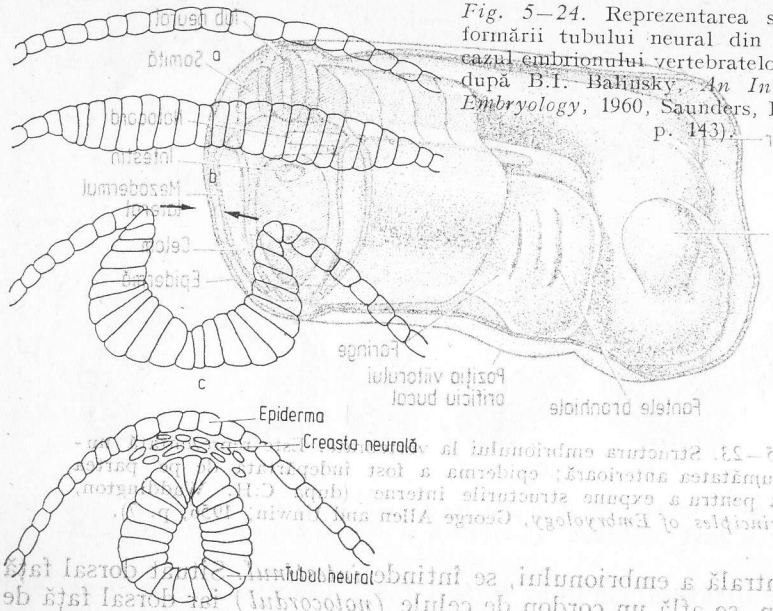


Fig. 5—24. Reprezentarea schematică a formării tubului neural din epidermă în cazul embrionului vertebratelor (modificat după B.I. Balinsky, *An Introduction to Embryology*, 1960, Saunders, Philadelphia, p. 143).

va forma măduva spinării. La partea sa anterioară însă este mult dilatat și prevăzut cu un canal central larg. Această regiune a tubului neural va forma creierul (fig. 5—23).

În timp ce tubul neural se separă de epiderma, straturile de celule ce reprezintă endodermul și mezodermul se subdivid și ele într-o serie de componente distincte. În regiunea cefalică, ocupată în principal de viitorul creier, mezodermul este slab reprezentat. În partea posterioară a capului și în restul lungimii corpului, el este însă mult mai bine reprezentat. Notocordul, somitele și lama laterală sînt toate derivate ale mezodermului. Nu se poate afirma nimic despre mecanismele formării lor, în afară de faptul, de natură descriptivă, că mezodermul, care se prezintă, inițial, ca strat continuu de celule, se fragmentează în grupuri distincte de țesuturi, cu configurația înfățișată în fig. 5—25 și 5—23.

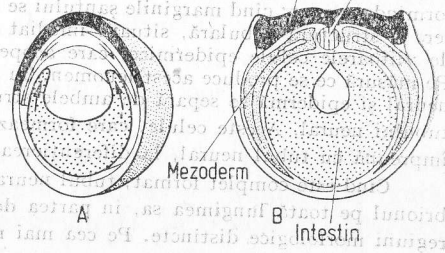


Fig. 5—25. Separarea endodermului de mezoderm în embrionul unei broaste și începutul subîmpărțirii ulterioare a mezodermului (după F.W. Torrey, *Morphogenesis of the Vertebrates*, Wiley, 1962, p. 114).

Dintre acestea, notocordul are o existență trecătoare la embrionul vertebratelor. La alte grupe din încrengătura Chordata îndeplinește funcția de ax scheletic. Așa cum vom arăta, această funcție este preluată în stadiile mai avansate ale dezvoltării vertebratelor, de către unele celule adiacente, și anume de somite, care vor forma coloana vertebrală în jurul tubului neural și notocordului. În procesul formării vertebratelor, notocordul este cuprins deci în interiorul lor. El joacă un rol important în geneza coloanei vertebrale.

Lama laterală formată prin expansiunea laterală a mezodermului embrionar, se scindează în două straturi paralele, imediat după formarea sa. Celomul și celelalte cavități ale corpului, în care vor fi găzduite, în cele din urmă, viscerele organismului, provin din spațiul dintre aceste două straturi, iar straturile în sine vor da naștere, printre altele, peritoneului și mezourilor, care mențin viscerele în cavitățile corpului.

O ultimă problemă în legătură cu cutările și deplasările ce se produc în timpul formării embrionului privește transformarea endodermului în perete al tubului digestiv. La amfibieni, acest lucru se realizează imediat după încheierea gastrulării, cînd endodermul se invaginează și se desprinde de mezoderm. În continuare, endodermul se închide spre partea dorsală, formînd un tub (fig. 5—25). La reptile, păsări și mamifere, la care embrionii derivă din blastoderm, se pune problema nu numai a formării unui intestin tubular, ci și a straturilor concentrice provenite din lama laterală și din epiderm, care înconjură intestinul. Cele trei straturi germinative care se întind de o parte și de alta a tubului neural, a notocordului și a somitelor se află la început sub embrion și pe laturile sale, pînă cînd se întîlnesc și fuzionează ventral, separînd, în felul acesta, embrionul de vitelus și păstrînd doar un pedicul subțire de legătură.

Zonele întinse ale blastodermului rămîn în afara embrionului. Ele continuă să crească și să se cuteze, formînd o serie de membrane extraembrionare, care, la păsări și la reptile, au rol în excreție, schimb de gaze și în digestia vitelusului. La mamifere, la care nu există vitelus extraembrionar, aceste zone pătrund în mucoasa uterină, formînd placenta. Embrionul rămîne legat de membranele extraembrionare, printr-un pedicul subțire, format din celule ale tuturor celor trei straturi germinative. Acesta formează cordonul ombilical la mamifere care funcționează în schimburile dintre embrion și placentă pînă la naștere.

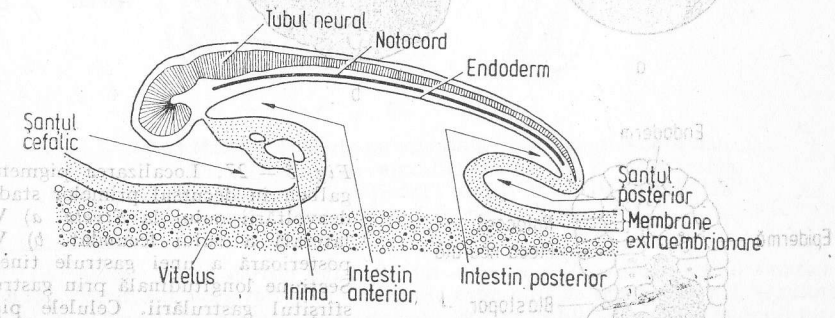


Fig. 5—26. Reprezentare schematică a cutărilor straturilor germinative ale embrionului de găină, cu formarea embrionului tubular separat de masa de vitelus (după C.H. Waddington, *Principles of Embryology*, George Allen and Unwin, 1956, p. 252).

Analiza mișcărilor morfogenetice

Problema legată de tehnicile utilizate în studiul proceselor morfogenetice ale formării embrionului și ale gastrulării necesită anumite precizări. Observarea modificărilor formei organismului, așa cum au fost schițate mai sus, evidențiază procesul în linii mari; ar fi interesante însă determinarea originii unei celule, sensul migrației ei și localizarea sa finală. În general, embrionul este destul de opac, iar celulele sînt atît de numeroase și de asemănătoare, încît observarea directă a mișcărilor lor este greu realizabilă. De aceea, observarea mișcărilor unor celule marcate cu diverși coloranți s-a dovedit de mare utilitate. Primele aplicații ale acestei metode, cum sînt cele ce stau la baza remarcabilei descrieri a mișcărilor morfogenetice la tunicatul *Styela*, aparținînd lui E. G. Conklin, au beneficiat de existența unor „markeri" naturali. Imediat după fecundare, pe una din părțile oului de *Styela* se localizează granule de pigment galben. Localizarea lor se păstrează neschimbată pînă la stadiul de blastulă, cînd, ca urmare a clivărilor, ele rămîn restrînse la un grup distinct de celule (fig. 5-27). Celulele galbene pot fi apoi urmărite în timpul gastrulării, iar Conklin a reușit, astfel, să stabilească faptul că din ele se vor forma mușchii cozii mormolocului. (Acesta este doar unul din numeroșii markeri la *Styela*,

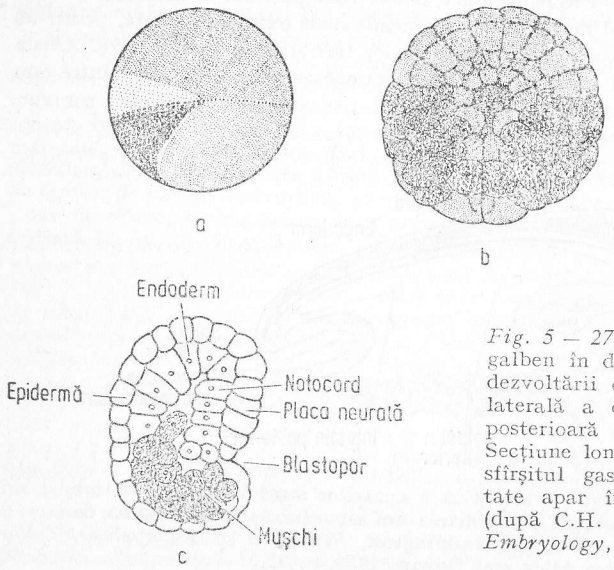


Fig. 5 — 27. Localizarea pigmentului galben în decursul primelor stadii ale dezvoltării oului la *Styela*. *a*) Vedere laterală a oului fecundat. *b*) Vedere posterioară a unei gastrule tinere. *c*) Secțiune longitudinală prin gastrulă la sfîrșitul gastrulării. Celulele pigmentate apar în structura mezodermului (după C.H. Waddington, *Principles of Embryology*, George Allen and Unwin, 1956, p. 71).

care au permis descrierea precisă a destinului fiecărei celule în primele stadii de clivare[17].

În lipsa markerilor naturali, alte ouă au fost studiate cu ajutorul unor coloranți ce colorează celulele blastulei, fără a le afecta dezvoltarea. Acest lucru a fost realizat în cazul blastulei amfibienilor de către Wilhelm Vogz, care, în 1929, a reușit să prezinte hărți precise ale originii în blastulă a fiecărei structuri a embrionului (fig. 5-28 și 5-29). Prin această metodă au putut fi descrise în detaliu nu numai originea

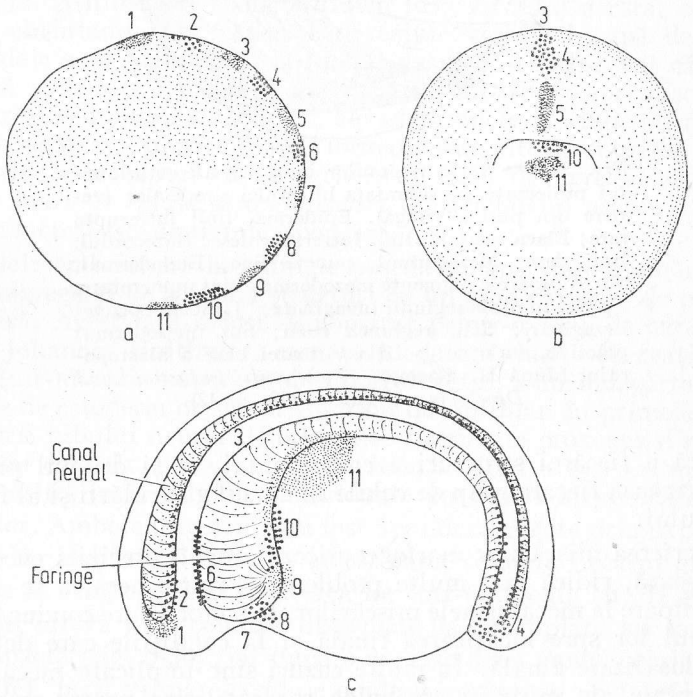


Fig. 5—28. a) Marcaje aplicate pe suprafața blastulei unui amfibian. *b*) Dispoziția lor ulterioară pe suprafața gastrulei. *c*) Localizarea lor vizibilă în embrionul secționat (după B.I. Balinsky, *An Introduction to Embryology*, Saunders, 1960, p. 135).

[17] La ascidia *Styela partita* oul fecundat conține mici regiuni citoplasmatice, pigmentate diferit, din care vor proveni diferite primordii de organe. Astfel, o calotă ventrală, ca o seceră de citoplasmă de culoare galben-inchis, va forma musculatura cozii larvei; o altă calotă de culoare galben-deschis va genera mezodermul celomic, iar pe partea dorsală, o citoplasmă de culoare cenușiu-deschis va da notocordul și sistemul nervos, pentru ca citoplasma transparentă să reprezinte ectodermul iar cea opacă, endodermul.

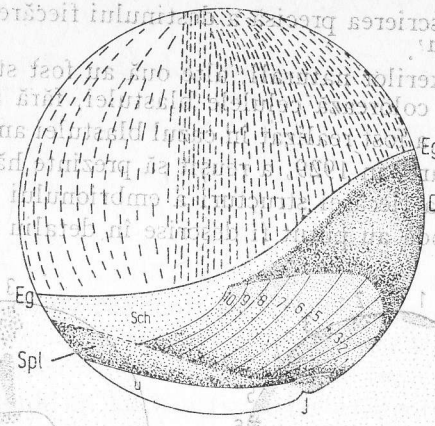


Fig. 5-29. Harta regiunilor ipotetice ale embrionului proiectate pe suprafața bliastulei urodelelor (vedere din partea stîngă). Epiderma, linii întrerupte rare; Placa neurală, linii întrerupte dese; Notocordul, linii dese; Mezodermul, puncte fine; Endodermul, alb. Viitoarele segmente mezodermice sînt numerotate. Eg-Eg. limitele regiunii invaginate; J, locul primei invaginări; Sch, regiunea cozii; Spl, mezodermul plăcii laterale; u, poziția viitoarei buze a blastoporului (după H. Speman, *Embryonic Induction and Development*, Yale, 1938, p. 12).

blastulară a fiecărei structuri a embrionului, ci și drumul precis pe care îl urmează fiecare grup de celule în cursul gastrulării și al formării embrionului.

Descrierea mișcărilor morfogenetice, datorită preciziei cu care ele se desfășoară, ridică mai multe probleme. Printre acestea se numără cele privitoare la mecanismele mișcărilor, la factorii care conduc celulele pe drumul lor spre localizarea finală și la condițiile care determină această localizare finală. În multe cazuri sînt implicate mecanismele fundamentale ale mișcării amiboide caracteristice pentru numeroase tipuri de celule animale. Aceasta este probabilitatea cea mai plauzibilă în cazurile în care celulele migrează ca unități fizic independente, ca în cazul agregării mixomicetelor. Chiar și după agregare, mișcarea structurii amiboide și ridicarea tijei par să implice însă tot mișcarea amiboidală a celulelor individuale. Natura amiboidă a mișcărilor în deplasările coordonate ale unor populații mari de celule, cum ar fi, cele implicate în cutarea plăcii neurale sau în extinderea ectodermului, în cazul embrionilor animali, rămîne însă sub semnul întrebării. Nu există însă nici o dovadă concludentă în favoarea altui mecanism implicat în aceste cazuri.

Problema factorilor care conduc celulele spre localizarea lor finală și a condițiilor ce determină această localizare finală a fost abordată într-un mod spectaculos prin studierea unor celule separate experimental unele de altele. Una dintre cele mai uimitoare descoperiri a fost aceea că multe aspecte ale formei finale a organismului pot fi obținute, chiar dacă poziția inițială a celulelor sau calea lor de migrație au fost puternic perturbate. Acest lucru a fost demonstrat pentru prima dată la spongieri, de către H. V. Wilson, în 1907. Trecînd un spongier adult printr-o țesătură fină de mătase, s-a obținut o suspensie de celule dezagregate. Arhitectura spongierului a fost, în felul acesta, complet distrusă, obținîndu-se o suspensie de celule viabile în apă de mare. Cînd celulele s-au sedimentat la fundul vasului, s-a observat că ele se deplasează prin mișcări amiboide. Dacă în cursul acestor mișcări celulele intră întîmplător în contact, ele aderă unele la altele și, treptat, alcătuiesc agregate pluricelulare, formate din cîteva sute de celule. Semnificativ este faptul că la încheierea fazei de agregare, grupuri destul de mari de celule se organizează după modelul aranjamentului celular caracteristic unui mic spongier.

Celulele embrionare la animale posedă o capacitate asemănătoare de a se reagrega și de a forma structuri cu un grad oarecare de precizie morfologică. Acest fapt a fost demonstrat printr-o serie de experiențe de către Johannes Holtfreter, cam la 40 de ani după observațiile lui Wilson. Într-una din experiențele lui Holtfreter, s-au îndepărtat două fragmente de ectoderm de pe un embrion de amfibian în primele stadii ale formării tubului neural. Unul dintre fragmente provenea din placa neurală, iar celălalt, din viitoarea epidermă. Unul a fost tratat cu un colorant, astfel încît celulele individuale puteau fi identificate după originea lor. Ambele fragmente au fost apoi dezagregate prin expunerea la un mediu slab alcalin. După amestecare, celulele fiecărui grup au fost lăsate să reagrege prin reducerea lor într-un mediu cu *p*H aproape neutru. În cîteva ore, celulele dispersate la întîmplare au format o sferă compactă (fig. 5-30), iar după o zi, cele două tipuri celulare s-au sortat astfel, încît viitoarele celule epidermice formau un înveliș sferic în jurul unui strat intern de viitoare celule neurale. Acestea din urmă au dat naștere, concomitent, unei structuri cavitare în interior, ce poate fi considerată ca un fragment de tub neural. Dacă se includeau și celule mezodermice în suspensia în curs de agregare, ele formau un strat de mezenchim între celulele neurale și cele epidermice. În această experiență, ca în multe altele de acest gen, diferitele tipuri de celule au suferit o sortare destul de precisă. Și mai important însă este faptul că ele s-au dispus în poziții relativ conforme celor în care s-ar dispune într-un embrion normal.

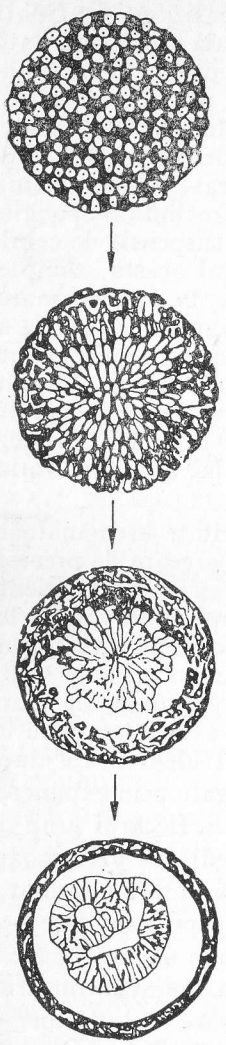


Fig. 5—30. Experiența lui Holtfreter, demonstrînd sortarea celulelor epidermice și a celulelor plăcii neurale după dezagregare și amestecare (după B.I. Balinsky, *An Introduction to Embryology*, Saunders, 1960, p. 158).

Mecanismele care stau la baza acestor procese nu sînt prea bine cunoscute. Celulele se deplasează prin mișcări amiboide în cadrul agregatului, dar nu se știe dacă migrarea lor este întîmplătoare sau orientată. Experiențele au demonstrat că celulele asemănătoare, cînd se întîlnesc între ele într-un agregat mixt, aderă preferențial între ele și nu la alte celule prezente. Dar cum se explică localizarea celulelor epidermice la suprafață, a celor neurale în interior și a celor ale mezenchimului în poziție intermediară? Această problemă ridică o serie de alte întrebări. Important, din punctul nostru de vedere, este faptul că celulele neurale și cele epidermice nu pornesc în mod necesar de la vreun aranjament inițial specific și se angajează pe o cale specifică de migrare pentru a ajunge în poziții finale specifice determinate fiind de anumiți factori și ajungînd în poziții care să permită continuarea diferențierii lor specifice.

Mișcările ordonate ale celulelor în timpul gastrulării și al formării embrionului se produc în condiții complet diferite de cele în care are loc sortarea celulelor dintr-un agregat întîmplător. Programul strict după care se desfășoară gastrularea reflectă faptul că un oarecare grad de ordine există deja la nivelul blastulei și că mișcările implică în mare măsură blocuri sau straturi de celule, mai degrabă decît celule individuale. O consecință importantă a dinamicii gastrulării și a formării embrionului este faptul că celulele care migrează vin, într-o ordine precisă, în contact cu alte straturi de celule, cu care pot interacționa. Vom reveni asupra urmărilor acestor interacțiuni la p. 197.

DIFERENȚIEREA

Diferențierea reprezintă un capitol al dezvoltării în care s-au inclus, într-un moment sau altul al dezvoltării științei, diverse fenomene.

Ca și termenul de *creștere*, noțiunea de diferențiere a fost adoptată intuitiv de către biologi și a primit, în diferite perioade, definiții operaționale destul de contradictorii. Vom adopta aici sensul intuitiv al termenului, verbul reflexiv *a se diferenția*, ceea ce înseamnă a trece de la o stare omogenă la una mai puțin omogenă. În acest sens, prin diferențiere celulară[18] înțelegem procesul prin care celule inițial asemănătoare ca aspect și comportament ajung să fie foarte diferite între ele. Termenul desemnează, de asemenea, sporirea complexității structurale pînă la un nivel superior de organizare. De exemplu, gastrula reprezintă un nivel superior de organizare față de blastulă, iar embrionii reprezintă un nivel superior de organizare față de gastrulă. Confuziile se pot naște din cauza nuanței mecaniciste a termenului. La nivele superioare, diferențierea nu se realizează printr-un singur mecanism. Creșterea diferențială, mișcările morfogenetice, ca și diferențierea celulară (sau combinații ale acestor procese) pot fi implicate în diferite situații concrete. Vom utiliza termenii de *diferențiere* și *creștere*, fără precizări speciale, în sensul lor cel mai obișnuit, fără nuanțe tehnice sau mecaniciste.

Diferențierea în cazul embrionului vertebratelor.

Vom descrie în cele ce urmează dezvoltarea mai multor componente ale embrionului vertebratelor. Acest domeniu oferă una dintre cele mai bogate surse de material experimental efectuate pentru înțelegerea diferențierii și interacțiunilor celulare. Vom analiza cîteva cazuri concrete, ținînd cont de îmbinarea dintre creșterea diferențiată și mișcările morfogenetice[19].

Sistemul nervos. Sistemul nervos joacă un rol foarte important în integrarea animalului matur și promite să facă obiectul unor cercetări intense și în viitor. Studiul genezei sale la nivelul embrionului merită deci o atenție specială. Sistemul nervos central (creierul și măduva spinării), ca și o mare parte din nervii ce pleacă de la el și ajung la organele corpului, provin din tubul neural. Ceilalți nervi, ca și ganglionii (mici mase de țesut nervos, existente în viscere și de cele două părți ale măduvei spinării), provin din crestele neurale.

---

[18] Una din marile probleme ale biologiei contemporane este *diferențierea celulară*. Care este mecanismul intim prin care dintr-o celulă—ou nediferențiată, în urma unor diviziuni succesive, apar celule diferențiate extrem de diverse ca structuri și ca funcții De ce într-un organism în care toate celulele au aceiași cromozomi și aceleași gene, ele îndeplinesc funcții atît de variate?

Diferențierea celulară (sau citodiferențierea) poate fi urmărită în special în procesul de embriogeneză (*n. ed. rom.*).

[19] Diferitele organe ale unui embrion sînt reprezentate la începutul dezvoltării prin niște primordii complet nediferențiate. Aceste organe embrionare primordiale încep să se diferențieze sub influența unor substanțe chimice sintetizate în cantități extrem de mici de către primordiile embrionare vecine cu care vin în contact mai mult sau mai puțin timp (*n. ed. rom.*).

Sistemul nervos central se prezintă la început sub forma unei simple structuri tubulare, ai cărei pereți devin tot mai diferențiați în lungimea structurii, prin cutări și îngroșări diferențiate, pînă cînd formează structura complicată a creierului și a măduvei spinării. Rolul cutării în aceste procese este bine ilustrat de dezvoltarea componentelor nervoase ale ochiului, în vecinătatea extremității anterioare a tubului neural.

Ochii se formează dintr-o pereche de evaginări, cîte una de fiecare parte a creierului, numite vezicule optice (fig. 5-31) și care iau naștere

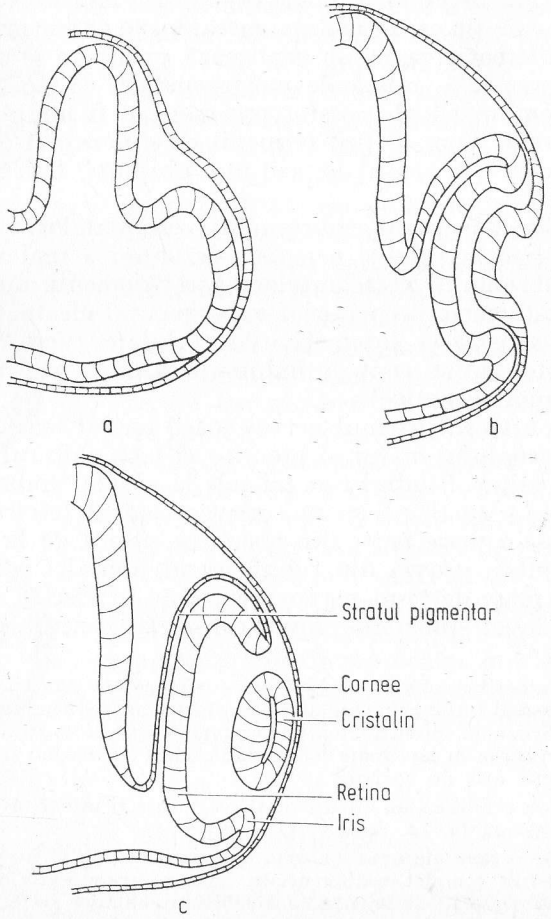


Fig. 5—31. Primele stadii ale formării ochiului la vertebrate.

de îndată ce creierul s-a separat de epidermă. Creșterea celor două vezicule optice face ca fețele lor externe să ajungă în contact cu epiderma de pe cele două laturi ale capului. Fiecare veziculă suferă, în continuare, o nouă cutare, prin care se transformă dintr-o structură sferică într-una asemănătoare cu o cupă deschisă spre epidermă și legată la bază de creier prin intermediul unui peduncul subțire. Datorită modului în care a luat naștere, cupa optică este alcătuită din două straturi de celule. Stratul care căptușește cavitatea cupei va forma retina, celulele sale dînd naștere conurilor și bastonașelor fotosensibile (p.314), ca și neuronilor în care, mai tîrziu, vor face stație impulsurile nervoase de la elementele fotosensibile la creier. Stratul extern al cupei se va transforma ulterior într-un înveliș pigmentar (p.314). Marginea cupei, la nivelul căreia cele două straturi se întîlnesc, va deveni irisul, partea cea mai vizibilă a cupei optice, cînd ochiul este privit dinafară. Alte componente ale ochiului se formează pe seama ectodermului, care formează cristalinul și corneea, și pe seama mezodermului, care formează învelișul extern de țesut conjunctiv și mușchii extrinseci, care asigură mobilitatea globului ocular. Vom reveni la problema formării cristalinului ca exemplu de inducție embrionară (p.195).

Pe lîngă aceste evaginări și cutări, un rol important în formarea sistemului nervos central îl are îngroșarea diferențiată a pereților tubului neural. Creșterea în grosime a măduvei spinării poate fi pusă în evidență prin compararea secțiunii transversale a unui tub neural nou format, în regiunea trunchiului unui embrion, cu secțiunea transversală prin măduva spinării în stadii mai avansate de dezvoltare. Nu numai că peretele măduvei spinării este considerabil mai gros, dar el are și o formă diferită, ce sugerează o creștere diferențiată (a se compara fig. 5-24 cu fig. 7-23). Asemenea diferențieri sînt deosebit de pronunțate în creier unde anumite regiuni distincte ale tubului neural dau naștere la structuri masive, cum sînt emisferele cerebrale și cerebelul. Nu este surprinzător faptul că acele regiuni ale tubului neural care vor deveni extrem de groase prezintă o rată relativ ridicată a activității mitotice. Un aspect important al acestei funcții proliferative este faptul că ea se limitează la celulele care căptușesc canalul central al tubului neural, zonă în care poate fi detectată o regiune celulară comparabilă din punctul de vedere al activității mitotice cu meristemele plantelor.

Una dintre cele mai frapante trăsături ale diferențierii sistemului nervos este formarea de fascicule de fibre care străbat atît măduva spinării, pe toată lungimea ei, cît și creierul, realizînd o rețea de conexiuni funcționale între diferitele părți ale sistemului nervos central. Fascicule de fibre asemănătoare ca natură și compoziție alcătuiesc și nervii periferici, care conectează sistemul nervos central cu organele de simț periferice, cu mușchii și cu glandele. Mecanismele celulare im-

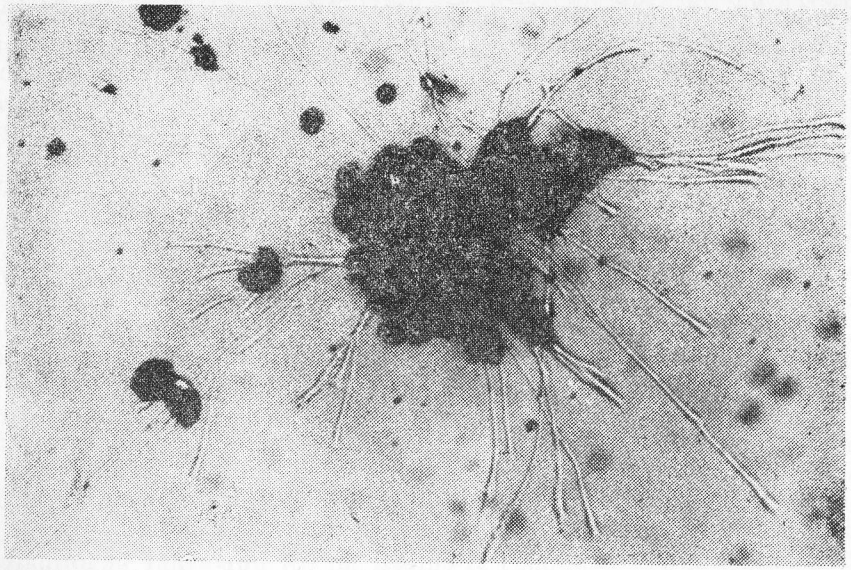


Fig. 5—32. Țesut neural cu celule nervoase dispuse radial formate într-o cultură de 11 zile; țesutul a fost obținut dintr-un embrion de amfibian (după M.C. Niu, în *14th Growth Symposium*, D. Rudnick, ed., Princeton, 1956, p. 168—169).

plicate în generarea fasciculelor de fibre au fost studiate pentru prima dată de către R.G. Harrison, pe fragmente de tub neural izolate în soluții saline care, astfel, puteau fi examinate în stare vie. În asemenea preparate în soluții saline se pot observa excrescențe citoplasmatice fine ce „ies" din celulele tubului neural și prezența, la suprafața solului, a unor mișcări ce amintesc pe cele amiboidale (fig. 5-32). Dar, spre deosebire de o amibă, care trece în întregime în pseudopodul format, partea principală a celulei nervoase ce conține nucleul rămîne pe loc și hrănește excrescențele filamentoase, trimițînd citoplasmă în ele. La embrion, o singură celulă poate emite mai multe asemenea filamente ce ating lungimi cuprinse între cîțiva microni și mai mulți centimetri. Ele pot atinge, la animalul adult, pînă la cîțiva metri lungime, ceea ce, de exemplu, în cazul unui elefant, este suficient pentru a lega măduva spinării de picioare.

Populații mari de celule ce se comportă în acest fel dau naștere fasciculelor de fibre ale sistemului nervos central. Absența nucleelor și existența unor bogate membrane lipidice în jurul fibrelor (p.284) au dus la desemnarea acestor regiuni ale creierului și ale măduvei spinării prin denumirea de *substanță albă*. Prin contrast, numele de *substanță cenușie* este dat regiunilor relativ lipsite de fibre ale sistemului nervos central, care conțin corpii celulari, nucleați. Nervii periferici sînt fascicule de fibre care leagă sistemul nervos central de organele de simț și de efectori.

Fiecare fibră nervoasă individuală ce poate fi identificată fie în sistemul nervos central, fie în grosimea unui nerv periferic ridică o multitudine de probleme. Astfel, la nivel anatomic se poate pune întrebarea unde se termină fibra și unde începe corpul celulei? Un fiziolog este interesat de consecințele unor salve de impulsuri ce străbat nervul pe toată lungimea sa, iar embriologul urmărește factorii care au determinat fibra să urmeze acea cale particulară în cursul creșterii sale și care au condus-o pînă la punctul terminus. Să amintim, pentru moment, că un aspect esențial al funcționării celulei nervoase este legat de natura structurilor la care ea ajunge. Modul în care se stabilesc conexiunile sinaptice corespunzătoare cu organele de simț, cu efectorii, sau, de asemenea, cu alți neuroni din sistemul nervos central, este una dintre problemele esențiale ridicate de diferențierea celulelor nervoase și de activitatea integratoare a sistemului nervos. Atunci cînd sistemul nervos conține peste un miliard de neuroni, așa cum se întîmplă la om, problema este, evident, foarte complexă.

Dezvoltarea mezodermului. În cazul ectodermului și al endodermului, morfogeneza implică în mare măsură epitelii întregi, care se cutează și formează vezicule, crescînd și diferențiindu-se, fără a-și pierde continuitatea ca straturi de celule. Mezodermul vertebratelor se formează și el, la început, ca un strat de celule, dar în curînd acesta se subîmparte într-o serie de blocuri distincte (p.170). Fiecare bloc de celule își păstrează, în oarecare măsură, identitatea pe parcursul dezvoltării ulterioare. De exemplu, somitele segmentare sînt încă bine reprezentate în musculatura peștilor, iar stratul de celule ale lamei laterale, care căptușea celomul embrionului, căptușește și celomul adultului. Pe lîngă aceasta însă, celulele mezodermului pot deveni temporar migratoare: pierzîndu-și proprietățile de adezivitate, ele se îndepărtează de punctul lor de origine și se condensează în alte părți ale embrionului. Celulele mezodermice care se deplasează liber în spațiile interepiteliale ale embrionului poartă numele de *mezenchim*. Prin condensări și diferențieri corespunzătoare, ele joacă un rol important în dezvoltarea vertebratelor, formînd învelișurile externe ale tubului digestiv și ale sistemului nervos și căptușind stratul intern al epidermei, sub forma dermei. În aceste localizări, celulele mezenchimului formează straturi de țesut conjunctiv fibros, rețeaua capilară a sistemului vascular și musculatura netedă, mai ales în jurul tubului digestiv și în jurul multor vase de sînge mari. Printre cele mai remarcabile diferențieri ale mezodermului se numără formarea sistemului osos și a mușchilor, din somite și mugurii membrelor.

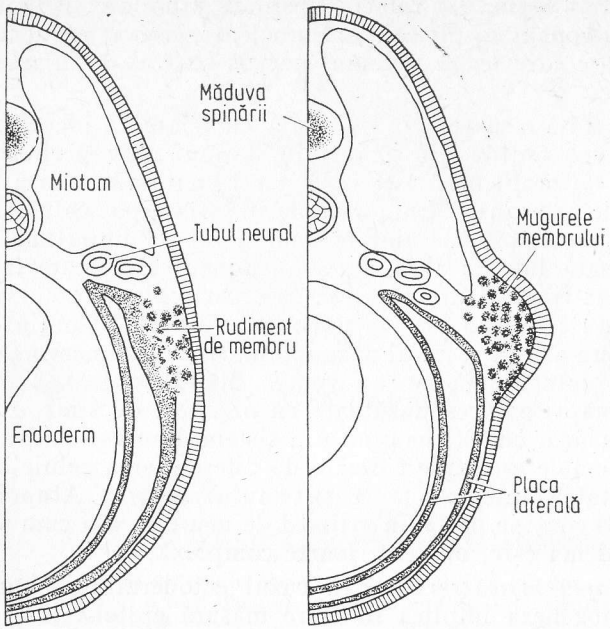


Fig. 5—33. Migrarea mezenchimului plăcii laterale pentru a forma mezodermul mugurelui membrului (după B.I. Balinsky, *An Introduction to Embryology*, Saunders, 1960, p. 295).

Aceştia din urmă iau naştere atunci cînd unele celule ale mezenchimului din lama laterală se condensează şi proliferează activ în patru puncte distincte situate sub ectoderm (fig. 5—33). Masa de mezenchim care creşte acoperită de ectoderm proemină la suprafaţa embrionului sub forma unui mugure, care, ulterior, va da naştere unui apendice (braţ, picior, aripă, înotătoare).

Una dintre cele mai importante funcţii ale mugurilor membrelor şi ale somitelor este formarea sistemului scheletic. Potrivit localizării lor în embrion, somitele formează coloana vertebrală şi cuşca toracică, iar mezenchimul mugurilor membrelor formează oasele lungi ale apendicelor şi centurile pelviană şi scapulară (oasele bazinului şi ale umărului), care leagă membrele de coloana vertebrală. Coloana vertebrală se formează atunci cînd celulele mezenchimului care migrează de pe partea internă a somitelor se condensează în jurul notocordului şi în jurul părţii ventrale a măduvei spinării (fig. 5—34). Condensări similare au loc şi în mugurii membrelor. În ambele cazuri, celulele din care se compune agregatul aderă strîns între ele un timp, după care ele încep să secrete o matrice compusă din fibre de colagen, condroitin-sulfat şi alte substanţe. Acest complex de substanţe, numit *cartilagiu*, rezistă destul de bine la tracţiune şi compresiune, fără a se deforma. De aceea, el poate servi ca material scheletic în primele perioade ale creşterii organismului. (În următoarele stadii, matricea cartilaginoasă a membrelor şi a coloanei vertebrale va fi în cea mai mare parte înlocuită, la majoritatea vertebratelor, prin substanţa oscasă, care prezintă o rezistenţă şi mai

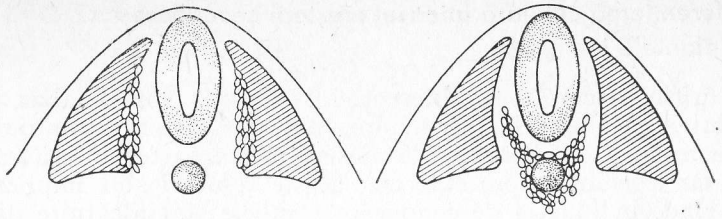


Fig. 5—34. Reprezentare schematică a migrării unor celule somitice pentru a forma o vertebră în jurul notocordului şi tubului neural.

mare). Mezenchimul din regiunea cefalică dă naştere altor formaţiuni osoase din care se va forma craniul.

Alte părţi ale somitelor şi ale mugurilor membrelor formează sistemul muşchilor striaţi care mobilizează scheletul. La începutul diferenţierii lor, aceste celule se alungesc mult şi multe dintre ele fuzionează, dînd naştere la fibre sinciţiale. În timpul alungirii şi fuzionării, ele sintetizează proteinele numite miozină şi actină, ale căror proprietăţi explică contracţia musculară (p. 327). În cursul dezvoltării lor ulterioare, fibrele musculare pot atinge lungimi de peste 10 cm şi grosimi cuprinse între 10 şi 100 μ.

Numeroasele fibre sinciţiale paralele ce alcătuiesc un muşchi sînt menţinute strîns unite printr-o teacă de ţesut conjunctiv. Alte componente conjunctive, ca şi vase de sînge (toate produse ale diferenţierii mezodermului) se află printre fibre, în toată masa muşchiului. Prelungiri nervoase ale celulelor din sistemul nervos central invadează muşchiul, formînd plăci motorii şi structuri senzitive [20]. În sfîrşit, muşchiul este ataşat la extremităţile sale fie de un os, fie de suprafaţa altui muşchi, prin teaca sa de ţesut conjunctiv. Bineînţeles, muşchiul îşi îndeplineşte funcţiile prin scurtare; de aceea, el trage cele două puncte de ataşare unul către celălalt.

În membrul superior al omului există cca 43 de muşchi şi 29 de oase. Eficienţa lor în mobilizarea membrului depinde de măsura în care fiecare muşchi are puncte corespunzătoare de ataşare şi de măsura în care este inervat corespunzător. Precizia cu care funcţionează membrul adult depinde, în parte, şi de unele ajustări realizate prin intermediul sistemului nervos central, în timp ce organismul învaţă să se servească de membrul respectiv. Deşi aceste ajustări nu sînt încă prea bine explicate, existenţa unui plan morfologic precis definit este, cu siguranţă, o condiţie pentru realizarea lor, iar pentru realizarea acestui plan, trebuie să admitem existenţa, în cursul dezvoltării, a unor mecanisme de corelaţie la fel de precise.

---

[20] Activitatea musculară este în strînsă legătură cu sistemul nervos de la care vin fibre motorii şi vegetative şi spre care se îndreaptă fibre senzitive.

Fibrele motorii sînt reprezentate prin axonii neuronilor motori (de exemplu) somatici din coarnele ventrale ale măduvei spinării. Ele se termină la nivelul fibrelor musculare, cu care formează o unitate neuromusculară numită placă motorie. Fibra nervoasă venind în contact cu cea musculară se ramifică, iar ramificaţiile se butonează la capete şi pătrund în nişte adîncituri din sarcoplasma fibrei musculare. Prin intermediul plăcii motorii se transmite impulsul motor de la fibra nervoasă la cea musculară.

Fibrele nervoase vegetative — reprezentate prin axonii neuronilor vegetativi din coarnele laterale ale măduvei spinării — reglează schimburile nutritive dintre sînge şi fibrele musculare; ele au rol trofic.

Fibrele senzitive sînt ramificaţii dendritice ale neuronilor senzitivi din ganglionii spinali şi cranieni. Ele se înfăşoară în spirală pe unele fibrile musculare constituind fusurile neuro-musculare sau proprioceptorii (*n. ed. rom.*).

Diferențierea celulară în cazul creșterii secundare la plantele lemnoase

Ca ultim exemplu de diferențiere celulară, vom analiza geneza xilemului și a floemului secundare, din diferențierea cambiului, la plantele lemnoase. Xilemul se formează înspre partea internă a cambiului, iar floemul înspre exterior; aceste țesuturi sînt implicate, în primul rînd, în funcția de conducere. Ambele sînt alcătuite din mai multe tipuri de celule și tocmai despre originea acestora din cambiu vom discuta în cele ce urmează.

Simultaneitatea diferențierii celulare cu creșterea și mișcările morfogenetice din embrionul animal contrastează cu relativa sa simplitate în cazul creșterii secundare a plantelor. Nu numai că mișcările morfogenetice lipsesc cu desăvîrșire, dar, în cazul zonelor de creștere apicală, de exemplu, activitatea meristematică și diferențierea celulară sînt separate între ele într-o măsură considerabilă. O celulă produsă în cambiu, destinată fie xilemului, fie floemului, își poate continua creșterea și diviziunea timp de cîteva generații; descendenții săi însă își încetează, în cele din urmă, diviziunile și încep să se diferențieze.

Să ne reamintim că există 2 tipuri de celule cambiale, unul din ele fiind reprezentat de celule mult mai lungi decît celelalte. O celulă alungită adăugată la xilem poate urma una din următoarele căi: dacă se transformă în *fibră*, ea se alungește mai întîi într-o oarecare măsură, împingîndu-și capetele printre celulele învecinate, pe măsură ce crește. Acest fenomen este revelat, în primul rînd, de faptul că fibrele mature au o lungime mai mare decît celulele cambiale. (Spre deosebire de alungirea celulară care se produce în vîrful tulpinii și al rădăcinii, în cazul creșterii secundare, alungirea celulelor nu afectează lungimea totală a tulpinii sau a rădăcinii, deoarece se realizează prin „infiltrarea" lor printre celulele învecinate). Alungirea este urmată de o îngroșare a peretelui celular, care, în cazul unei fibre, este uneori atît de pronunțată, încît cavitatea ocupată de citoplasmă este aproape complet obliterată (fig. 5-35 *C*). În cele din urmă, citoplasma se resoarbe complet.

Îngroșarea peretelui celular în urma creșterii este o trăsătură importantă în diferențierea multor celule vegetale. (Un exemplu este oferit de grăunciorul de polen, despre care am mai vorbit). Peretele celular elaborat în cursul creșterii poartă numele de *perete primar*, iar cel care se formează după încetarea creșterii este numit *perete secundar*. În cazul fibrelor, peretele secundar poate atinge o grosime de peste 10 ori mai mare decît cea a peretelui primar. Fibrele care suferă această transformare în xilem dobîndesc o rezistență considerabilă, iar asocierile de fibre reprezintă principala bază a rezistenței mecanice a lemnului la angiosperme.

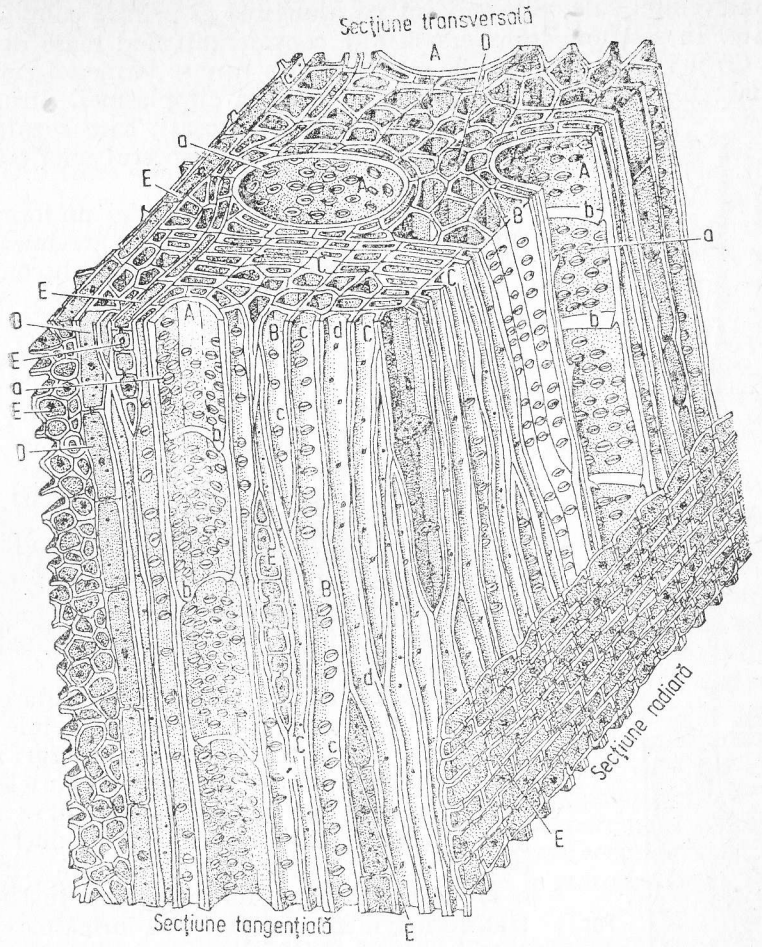
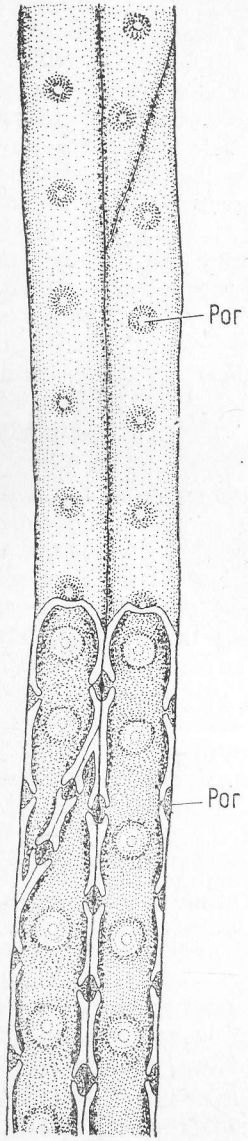


Fig. 5—35. Reprezentare tridimensională a structurii lemnului de stejar. *A*, vase: *a*, pori în pereții vaselor; *b*, resturi din pereții terminali ai vaselor. *B*, traheide: *c*, pori în pereții traheidelor. *C*, fibre lemnoase; *d*, pori în pereții fibrelor. *D*, parenchimul xilemului. *E*, raze vasculare (după H.J. Fuller și O. Tippo, *College Botany*, Holt, 1949, p. 216).

Descendenții celulelor cambiale alungite dau naștere și celulelor vasculare. Cel mai frecvent tip de celulă vasculară la angiosperme și la gimnosperme este *traheida* (fig. 5-35 *B*). Ca și fibra, traheida este rezultatul modificărilor unei singure celule. Ea își începe diferențierea printr-o perioadă de creștere, în care are loc o mărire substanțială

a circumferinței sale, concomitent cu alungirea ei printre celulele învecinate. În secțiune transversală este considerabil mai mare decît o fibră. Creșterea este urmată de o perioadă în care se formează peretele secundar; în cele din urmă, are loc dispariția citoplasmei. Structura tubulară, cu pereți îngroșați, care rezultă în urma acestui proces are aspectul unei țevi cu capete ascuțite.



Unele porțiuni ale traheidei nu formează un perete secundar, ci rămîn cu grosimea inițială, prezentîndu-se ca niște mici discontinuități ale peretelui celular (fig. 5-35 și 5-36). Dispoziția și structura acestor denivelări sugerează că ele ar fi canale de comunicație între celule. Traheidele învecinate au aceste denivelări în poziții perfect adiacente, formînd perechi de „pori". Pe lîngă acestea, peretele celular primar, care rămîne ca membrană limitantă și la nivelul acestor denivelări, este străbătut de numeroși pori fini, prin care se realizează o continuitate între cavitățile traheidelor adiacente. Porii au fost inițial străbătuți de *plasmodesme* (conexiunile citoplasmatice existente între protoplaști învecinați la toate celulele vii ale plantei).

Al doilea tip de elemente vasculare ale xilemului este generat de o serie de celule longitudinale care se transformă în structuri mult mai complexe, numite *vase*. Deși celulele individuale care dau naștere vaselor nu se alungesc în aceeași măsură ca celulele producătoare de traheide și de fibre, ele suferă, în schimb, o creștere considerabilă în grosime în timpul transformării lor. În perioada următoare, de îngroșare a peretelui celular, pereții despărțitori de la extremitățile celulei rămîn subțiri și, în cele din urmă, dispar, odată cu citoplasma. Astfel, o serie de pereți celulari care alcătuiesc un vas formează o structură tubulară continuă (fig. 5-35 *A*). La unele specii de an-

Fig. 5—36. Reprezentare schematică a unor traheide indicînd structura perechilor de pori (după V.A. Greulach și J.E. Adams, *An Introduction to Modern Botany*, Wiley, 1962, p. 115.)

giosperme, vasele pot ajunge la diametre de pînă la 1 mm, iar lungimea lor poate varia de la cîțiva centimetri pînă la cîțiva metri.

Pereții vaselor, ca și cei ai traheidelor, sînt perforați, mai ales în zonele de contact cu alte vase. Așadar, deși vasele sînt destinate, în primul rînd, transportului în lungimea tulpinii și a rădăcinii, structura lor permite și transportul lateral.

O ultimă remarcă în legătură cu diferențierea traheidelor și a vaselor se referă la efectul condițiilor climatice. Elementele vasculare formate în condiții bune de creștere au diametre semnificativ mai mari decît cele formate în condiții puțin prielnice. La plantele ce trăiesc în zone geografice cu ciclu climatic anual, xilemul este alcătuit dintr-o alternanță de inele de lemn poros și lemn compact, fiecare pereche de inele reprezentînd xilemul adăugat într-un an. O secțiune transversală printr-o tulpină lemnoasă oferă o imagine sinoptică a condițiilor de creștere care s-au succedat în cursul vieții plantei, exprimate de lățimea inelelor anuale.

Un ultim component al xilemului, pe care trebuie să-l amintim, este țesutul parenchimatos. În pofida faptului că celulele vasculare ale xilemului sînt moarte, funcția de transport nu se desfășoară în absența oricăror celule vii, iar traheidele și vasele, în organele cu transport activ, sînt întotdeauna înglobate, mai mult sau mai puțin, într-un parenchim viu. Parenchimul xilemului provine din două surse. În parte, el este generat de celulele cambiale scurte (primordiile razelor), pe care le-am descris anterior. Parenchimul format atît de xilem cît și în floem prin proliferarea acestor celule are o dispoziție radială, ca spițele unei roți (fig. 5-35 *E*, 5-38 *E* și 5-13 *c-d*). Parenchimul xilemului mai poate proveni însă și din celule cambiale alungite, care, după ce trec în xilem, se divid, dînd naștere unor coloane longitudinale de celule scurte (fig. 5-35 *D*). În ambele cazuri, celulele parenchimului se măresc, într-o oarecare măsură, pe parcursul diferențierii lor ulterioare, dar niciodată nu formează pereți secundari și își păstrează nucleele, citoplasma și plasmodesmele în stare funcțională, timp de mai mulți ani de la trecerea lor în xilem.

Deși nu s-a stabilit natura relației funcționale dintre parenchimul xilemului și funcția de transport, existența larg răspîndită a parenchimului nu lasă nici o îndoială asupra faptului că el joacă un rol esențial în economia organismului. Înainte ca celulele parenchimului să moară, ele secretă o gamă largă de substanțe (grăsimi, latexuri), care impregnează pereții celulari din xilem și umplu cavitățile celulelor. Astfel se formează duramenul, care este mult mai rezistent la degradare decît lemnul moale care îl înconjură (fig. 5-37).

Floemul se formează prin diferențierea descendenților celulelor cambiale într-un mod asemănător cu cel ce duce la formarea xilemului. Și în floem se întîlnesc fibre, parenchim și celule de conducere; la

Fig. 5—37. Secțiune transversală printr-un trunchi de *Sequoia*; se observă inelele anuale, duramenul, închis la culoare, și lemnul tînăr, deschis la culoare (după R.M. Holman și W.W. Robins, *Elements of Botany*, Wiley, 1940, p. 70).

angiosperme, elementele vasculare pot lua naștere fie din celule individuale, fie prin cooperarea mai multor celule dispuse longitudinal.

Componentele vasculare ale floemului, ca și ale xilemului provin din celule alungite, care mai cresc însă, la începutul diferențierii lor. Și aici are loc îngroșarea secundară a peretelui celular deși ea nu este atît de marcată ca în cazul traheidelor și al vaselor xilemului. Porii pereților celulari primari se dilată mult în cursul diferențierii formînd perforații iar peretele fiecărei perforații se dublează cu o substanță numită *calloză*. Datorită asemănării acestor perforații cu ochiurile unei site, celulele respective au primit numele de *celule ciuruite*, iar porțiunile corespunzătoare din peretele celular, de zone ciuruite (fig. 5-38 *H*). Zonele ciuruite pot fi dispuse în lungimea peretelui unei celule, în general în locurile în care aceasta vine în contact cu alte celule ciuruite. La speciile la care serii longitudinale de celule formează structuri tubulare analoage vaselor din xilem, zonele ciuruite au tendința să fie restrînse la pereții despărțitori terminali dintre celule succesive.

O altă deosebire față de diferențicrea xilemului constă în faptul că celulele vasculare ale floemului își păstrează citoplasma pînă la sfîrșitul diferențierii. În ultimele stadii ale transformării, nucleul se

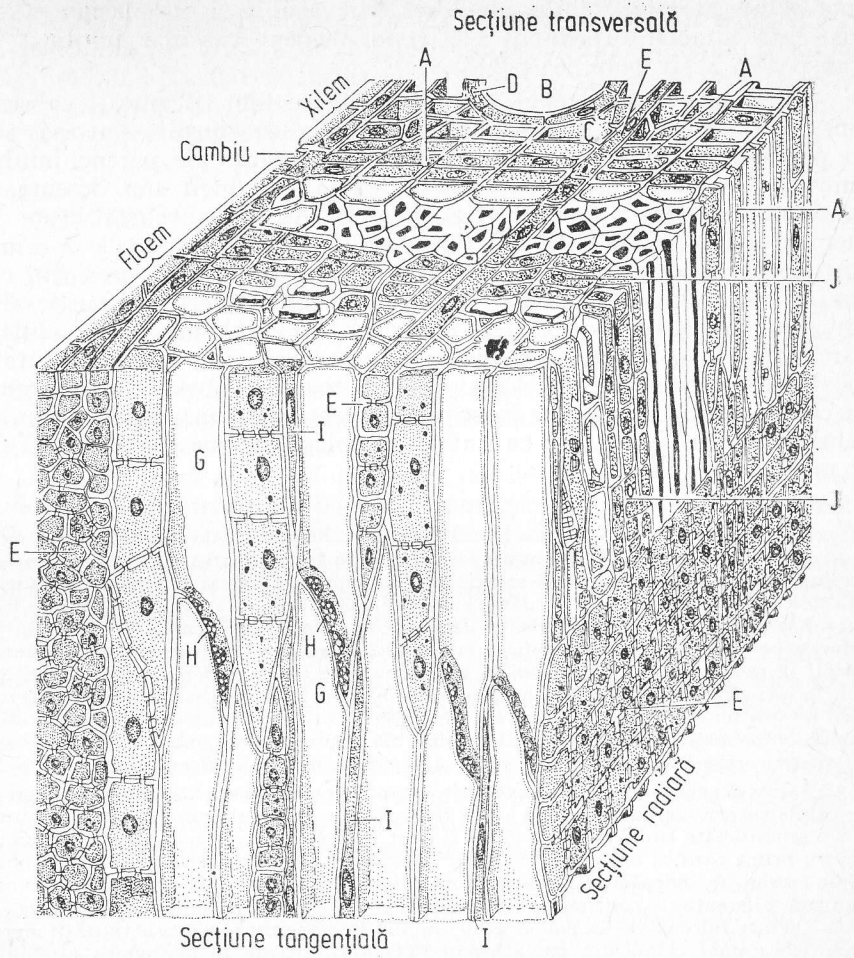


Fig. 5—38. Reprezentare tridimensională a unei porțiuni dintr-o tulpină de tei. *A*, cambiu; *B*, vase lemnoase; *C*, fibre lemnoase; *D*, parenchimul xilemului; *E*, raze vasculare; *F*, fibre liberiene; *G*, tuburi ciuruite; *H*, plăci ciuruite; *I*, celule însoțitoare; *J*, parenchimul floemului (după H.J. Fuller și O. Tippo, *College Botany*, Holt, 1949, p. 223).

dezintegrează, iar vacuola centrală se mărește mult. La periferia celulei și în perforațiile zonelor ciuruite rămîne un strat subțire de citoplasmă, ce conține cantități mari de așa-numite „mucilagii". Transportul zaharurilor, al aminoacizilor și al altor produși de sinteză se realizează prin citoplasma vie și nu printr-un tub format din pereții

unor celule moarte. Celula anucleată, cu vacuola și citoplasma sa, se păstrează intactă tot timpul vieții, ca element vascular implicat în transportul activ (cap. 6, p.247).

Ca și în cazul elementelor conducătoare ale xilemului, celulele ciuruite și structurile tubulare formate din celule ciuruite sînt asociate cu parenchim. La unele angiosperme, unele celule ale parenchimului sînt atît de intim asociate cu elementele ciuruite, încît sînt desemnate ca *celule însoțitoare* (anexe) (fig. 5-38 *I*). Asocierea se stabilește în momentul în care o celulă din floem se divide mitotic și cele 2 celule fiice încep să se diferențieze în mod diferit. În timp ce una din ele devine celulă ciuruită cealaltă celulă fiică poate suferi mai multe alte diviziuni succesive, dînd naștere unei grupe de celule mai mici (celulele parenchimului) denumite însoțitoare, situate în imediata vecinătate a celulei ciuruite alungite. Celulele însoțitoare nu cresc la fel de mult ca celula ciuruită și se recunosc ușor pe secțiuni transversale, ca mici celule nucleate, prevăzute cu numeroase plasmodesme care le leagă de elementul vascular.

După unul sau mai mulți ani, celulele ciuruite și cele ale parenchimului mor. Spre deosebire de xilem, care rămîne în rădăcină și în tulpină ca mărturie a creșterii acesteia, soarta floemului este să se exfolieze la suprafață, odată cu scoarța. Este ușor de înțeles că orice țesut aflat în afara cambiului vascular și care nu mai poate face față dezvoltării continue a xilemului și a floemului va avea aceeași soartă. O parte din țesuturile periferice mai rezistă totuși un timp. Epiderma și țesutul cortical existente inițial în rădăcină și tulpina primară mai pot crește în circumferință timp de cîțiva ani, la unele plante lemnoase, dar pînă la urmă mor și se exfoliază, datorită dezvoltării țesuturilor secundare. La plantele lemnoase se întîlnește și un *cambiu al suberului*, care se formează periodic în țesuturile externe ale tulpinii, la început în cortex, iar după dispariția cortexului, în celulele nucleate ale parenchimului din floem (fig. 5—13 *c—d*).

Cambiul subero-felodermic este un țesut meristematic, care dă naștere unor grupe de celule suberificate dispuse sub formă de insule în jurul tulpinii. (Această structură are o semnificație istorică cercetată de Robert Hooke, elementele ei au fost denumite pentru prima oară cu termenul de *celule*). Datorită localizării sale, un strat de cambiu al suberului se îndepărtează spațial tot mai mult de sistemul vascular funcțional, datorită diferențierii continue a floemului (spre interiorul tulpinii). Ca urmare, el moare și este înlocuit de un nou strat de cambiu format prin reluarea activității meristematice a unor celule din parenchimul floemului, situate în apropierea cambiului vascular. Scoarța care se exfoliază la suprafața trunchiului unui arbore poate fi alcătuită deci fie din floem, fie dintr-o combinație de floem și suber. La unii arbori, cum este, de pildă arborele de plută, cambiul suberului este atît de prolific, încît scoarța se compune aproape în exclusivitate din celule suberificate.

În sfîrșit, trebuie să menționăm faptul că celulele vasculare, fibroase sau parenchimatoase, produse de cambiu, se pot forma, împreună cu alte tipuri de celule, și în alte părți ale plantei. Ele iau naștere de exemplu odată cu celulele epidermice sau cu celulele *colenchimului* (celule de tip parenchimatos cu pereți rezistenți), în zonele de diferențiere din vîrful rădăcinii și al tulpinii. În primordiile foliare

în dezvoltare, aceste celule se formează odată cu celulele clorofiliene ale parenchimului foliar și cu celulele stomatelor din epidermă. Oriunde activitatea meristematică furnizează o sursă de celule, există și mecanisme care asigură diferențierea elementelor de xilem și floem, după modelul spațial corespunzător.

CONTROLUL DIFERENȚIERII

Primul aspect ce trebuie luat în considerație dacă vrem să descoperim originea preciziei spațiale din dezvoltarea organismelor pluricelulare îl constituie factorii care guvernează calitatea diferențierii celulare. Din ce cauză o celulă vasculară de pe partea externă a cambiului devine celulă ciuruită, iar una de pe partea internă, o traheidă? Ce anume face ca o anumită celulă somită să devină celulă musculară, cartilaginoasă sau conjunctivă?

În mare, două categorii de factori pot devia calitatea diferențierii. Pe de o parte, putem presupune că diferențierea celulelor este influențată de factori de mediu extern, suficient de restrînși ca distribuție pentru ca numai unele celule să sufere influența lor. Pe de altă parte, calitatea diferențierii ar putea fi controlată de anumiți factori intracelulari inegal repartizați în timpul primelor diviziuni celulare.

Aplicînd aceste două posibilități la caz concret, să încercăm să cercetăm originea diferenței dintre celula ciuruită și celula soră care va da naștere celulelor însoțitoare. Această diferență a diviziunii celulare se datorește unor factori intracelulari sau este indusă de factori de mediu localizați în așa fel încît cele două celule sînt expuse acestora în mod inegal? S-ar putea, oare, ca ambele mecanisme să fie implicate? În adevăr, rezultatele arată că dezvoltarea organismelor pluricelulare este influențată de ambele categorii de factori.

Citoplasma unui ovul nefecundat, la animale, este neomogenă din multe puncte de vedere, fapt bine ilustrat de ovulele multor animale acvatice. Nucleul este adesea localizat la unul dintre polii celulei, numit *polul animal* al ovulului, iar depozitele masive de vitelus, la celălalt pol, numit *polul vegetativ*. În multe cazuri există și diferențe evidente în pigmentația suprafeței ovulului. De exemplu, emisfera animală a ovulului de broască este intens pigmentată cu granule de melanină, situate în citoplasma superficială, numită *cortexul ovulului*, iar cortexul emisferei vegetative este aproape complet lipsit de asemenea granule.

Cînd au loc clivările, structurile diferite din ovul segregă în timpul formării membranelor celulare și se pot observa chiar în stadiul de blastulă, păstrînd aceleași poziții relative. Bineînțeles, în fiecare celulă există un nucleu, dar citoplasma celulelor din polul animal al oului

de broască este relativ săracă în vitelus, pe cînd celulele polului vegetativ sînt bogate în vitelus și, de aceea, sînt considerabil mai mari decît cele din polul animal. Se păstrează și repartizarea inversă a pigmentului melanic. La încheierea gastrulării, poziția acestor celule se schimbă radical. La multe grupe de animale, celulele fără vitelus de la polul animal vor forma ectodermul, celulele de la polul vegetativ, endodermul, iar cele cu caractere intermediare din regiunea ecuatorului blastulei vor forma mezodermul.

Faptul că diferențele pronunțate existente în lungul axului animal-vegetativ al oului se reflectă prin deosebiri semnificative în diferențiere a fost demonstrat la multe tipuri de ouă. Ouăle de arici-de mare au fost deosebit de utile în aceste cercetări, deoarece, în cazul lor, primele 2 clivări se produc pe meridianele sferei, iar fiecare din cele 4 celule rezultate este orientată de la polul animal pînă la polul vegetativ. Hans Driesch a demonstrat, în 1891, că dacă aceste 4 celule sînt separate unele de altele fiecare va forma o larvă aproximativ normală, deși, evident, conține doar un sfert din volumul embrionului ce se dezvoltă din oul normal (fig. 5—39). Cea de-a treia

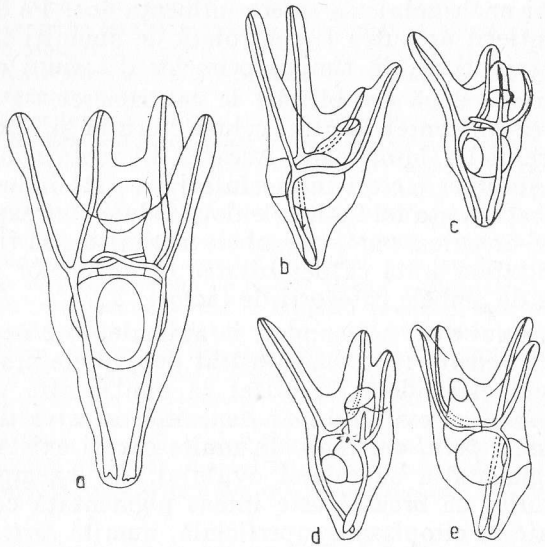


Fig. 5—39. Rezultatele separării primelor 4 celule formate din oul unui arici-de-mare. *a*) Larva normală; *b—e*) Larve cu structură normală, dar de dimensiuni reduse, formate fiecare din cîte una din cele 4 celule separate (după S. Horstadius și A. Wolsky, 1936, în B.I. Balinsky, *An Introduction to Embryology*, Saunders, 1960, p. 89).

clivare este însă ecuatorială. Dacă cele 8 celule formate prin această clivare sînt izolate unele de altele, dezvoltarea lor ulterioară este anormală. Pentru a preîntîmpina obiecția că o singură optime din masa oului ar fi insuficientă pentru o dezvoltare normală, experiența se poate efectua prim simpla împărțire a celor 8 celule în 2 grupuri de cîte 4 celule, unul din jumătatea polului animal, iar celălalt din jumătatea polului vegetativ. Grupul de celule din „jumătatea" vegetativă a oului va da naștere la embrioni cu foarte puțin ectoderm, iar cele din „jumătatea" animală vor forma embrioni deficitari în endoderm. Din aceasta se poate trage concluzia că, încă din momentul celei de-a treia clivări, a avut loc deja o diferențiere semnificativă în lungul axului: pol animal→pol vegetativ.

La alte animale se obțin rezultate mai mult sau mai puțin diferite prin separarea produșilor primelor 2 clivări longitudinale, dar produșii clivării ecuatoriale, dacă își pot continua dezvoltarea după separarea lor, dau naștere, de obicei, la embrioni incompleți. Fără îndoială, primele stadii ale diferențierii în cazul oului animal implică o repartizare prin diviziuni celulare, a unor particule diferite citoplasmatice preexistente în oul neclivat.

Faptul că aceste diferențe sînt, într-adevăr, de natură citoplasmatică și nu consecința unor diviziuni nucleare inegale a fost scos la iveală de unele experiențe în care a fost tulburată repartizarea nucleelor. Deși, în ultimii 60 de ani, astfel de experiențe au fost efectuate de o gamă largă de ouă (vezi lucrarea de sinteză a lui L. Barth, citată în lista bibliografică suplimentară), experiențele cele mai recente efectuate asupra ouălor de broască sînt printre cele mai semnificative. Ovulul nefecundat poate fi indus să se dezvolte prin partenogeneză, printr-o simplă înțepare. Fusul meiotic, care, în acest caz, va apărea la periferia oului în vederea formării primului globul polar, poate fi îndepărtat prin microdisecție, împreună cu toți cromozomii, oul rămînînd, astfel, lipsit de nucleu. În el poate fi injectat, cu ajutorul unui capilar fin de sticlă, unul din nucleele obținute de la un ou care a suferit deja clivarea. Cum celulele se micșorează în cursul clivărilor succesive, devine tot mai greu să se obțină nuclee intacte pentru microinjecție. Totuși, o mare parte din nucleele obținute dintr-o blastulă, sau chiar din stadii mai avansate — odată injectate într-un ou anucleat — vor iniția mitoza. Majoritatea ouălor care se clivează corespunzător după ce li s-a injectat un nucleu dintr-o blastulă vor forma mormoloci complet normali. (Folosind nuclee obținute din gastrule se obțin rezultate diferite, dar nu acest aspect ne interesează pentru moment).

Deoarece atît nucleele din polul animal, cît și cele din polul vegetativ al blastulei se comportă funcțional identic, putem presupune fie că sînt nediferențiate între ele, fie că, în momentul introducerii lor

în citoplasma oului neclivat, își pierd repede orice specializare dobîndită pînă atunci. În orice caz, adăugînd aceste rezultate la observația că blastomerele izolate se dezvoltă în moduri foarte diferite și că aceste diferențe se datorează unor gradienți citoplasmatici evidenți, putem deduce că citoplasma este sediul primar al diferențierilor care vor fi repartizate la celulele rezultate din primele clivări ale oului.

În ceea ce privește cea de-a doua categorie de factori ce controlează diferențierea, și anume factorii externi ai celulelor, s-au efectuat anumite experiențe de transplant microchirurgical între embrioni animali. Ele au demonstrat fenomenul de inducție embrionară, prin care se înțelege o alterare a căilor pe care se dezvoltă celulele unui embrion, datorată celulelor învecinate care urmează altă cale de dezvoltare.

În primele stadii ale formării ochiului la vertebrate (p. 180), vezicula optică, evaginare formată pe ambele părți ale tubului neural, crește lateral, pînă cînd ajunge în contact cu epiderma. Celulele epidermale își modifică prompt structura din momentul contactului cu veziculele optice. Mai întîi, ele formează o placă îngroșată distinctă de epiderma înconjurătoare (fig. 5-31). Cînd vezicula optică se invaginează pentru a forma cupa optică, această placă îngroșată se scufundă în interior și se separă de epiderm, sub forma unei mici sfere cu cavitate în interior, numită *vezicula cristaliniană*. Epiderma se extinde și fuzionează, acoperind zona din care s-a desprins vezicula cristaliniană. În continuare, aceasta crește considerabil și se transformă într-o structură transparentă, refractilă, care focalizează razele de lumină pe retină.

Diferite experiențe au demonstrat rolul contactului direct dintre epidermă și vezicula optică în inițierea formării cristalinului. O experiență concludentă este cea efectuată de Warren H. Lewis, în 1905. Aceasta a constat în secționarea epidermei de deasupra veziculei optice la un embrion de broască, în așa fel încît să poată fi deschisă ca o ușă, înainte ca cele două structuri să ajungă în contact (fig. 5-40). Prin această deschizătură, Lewis a introdus niște ace fine de sticlă, cu ajutorul cărora a întrerupt legătura veziculei optice cu creierul. Vezicula optică astfel eliberată a fost fie îndepărtată, fie împinsă spre partea posterioară, între epidermă și mezoderm, pînă în regiunea trunchiului embrionului. În sfîrșit, fragmentul de epidermă decupat a fost repus în poziție și s-a reintegrat în epiderma înconjurătoare.

În dezvoltarea embrionilor astfel tratați se observau două modificări semnificative. În toate cazurile în care vezicula optică a fost îndepărtată din regiunea cefalică, epiderma care ar fi intrat în contact cu vezicula optică nu mai putea forma un cristalin. Cristalinul se forma în mod normal la martori tratați exact la fel, dar la care vezicula optică detașată nu era îndepărtată din regiunea cefalică. Aceste

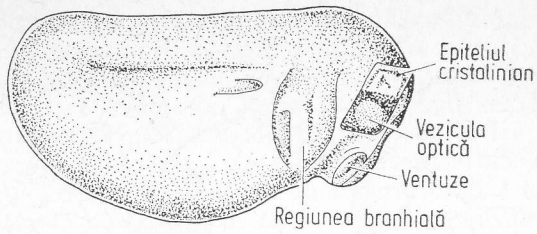


Fig. 5—40. Vezicula optică a embrionului de broască (după V. Hamburger, *A Manual of Experimental Embryology*, Univ. Chicago, 1942, p. 105).

rezultate sugerează că formarea cristalinului de către epidermă depinde de prezența veziculei optice.

Mai mult decît atît, experiențele în care vezicula optică nu era îndepărtată, ci numai deplasată din poziția ei normală, în așa fel încît contactul ei cu epiderma să nu fie posibil, au demonstrat că formarea cristalinului tot nu avea loc. În acest caz însă cupa optică și un ochi rudimentar puteau lua naștere. Aceste experiențe dovedesc fără echivoc faptul că epiderma este stimulată să dea naștere cristalinului atunci cînd ajunge în asociere intimă cu vezicula optică.

S-a constatat ulterior că, la alte specii, formarea cristalinului depinde de asocierea epidermei cu vezicula optică în măsură mai mare sau mai mică și că ea depinde și de unii factori de mediu, cum ar fi temperatura. În unele cazuri, de exemplu, chiar în absența veziculei optice, se poate forma un cristalin incomplet. Totuși, demonstrarea de către Lewis a ceea ce a primit denumirea de *inducție embrionară* este indiscutabilă. Mecanisme de integrare a dezvoltării de același tip au fost puse în evidență în multe alte cazuri, în care un organ se formează prin cooperarea unor celule provenite din surse diferite.

Un exemplu și mai bine cunoscut de inducție embrionară a fost prezentat de Spemann și Mangold în Germania, după 15 ani de la experiențele lui Lewis. Acesta se referă la anumite procese ce au loc în timpul formării gastrulei. De la suprafața unei gastrule tinere de amfibian, Spemann și Mangold au prelevat un bloc de celule care urmau în scurt timp să coboare în profunzime pentru a forma partea dorsală a mezodermului, și anume notocordul și părțile adiacente ale somitelor. Regiunea în care viitorul mezoderm dorsal se află în curs de migrare de la suprafață spre interiorul gastrulei poartă numele de *buza dorsală* a blastoporului (fig. 5-41).

Deci buza dorsală a fost transplantată de către Spemann și Mangold la o altă gastrulă tînără, în regiunea care urma să formeze partea ventrală a embrionului. În noua sa poziție, ea se scufundă spre interior,

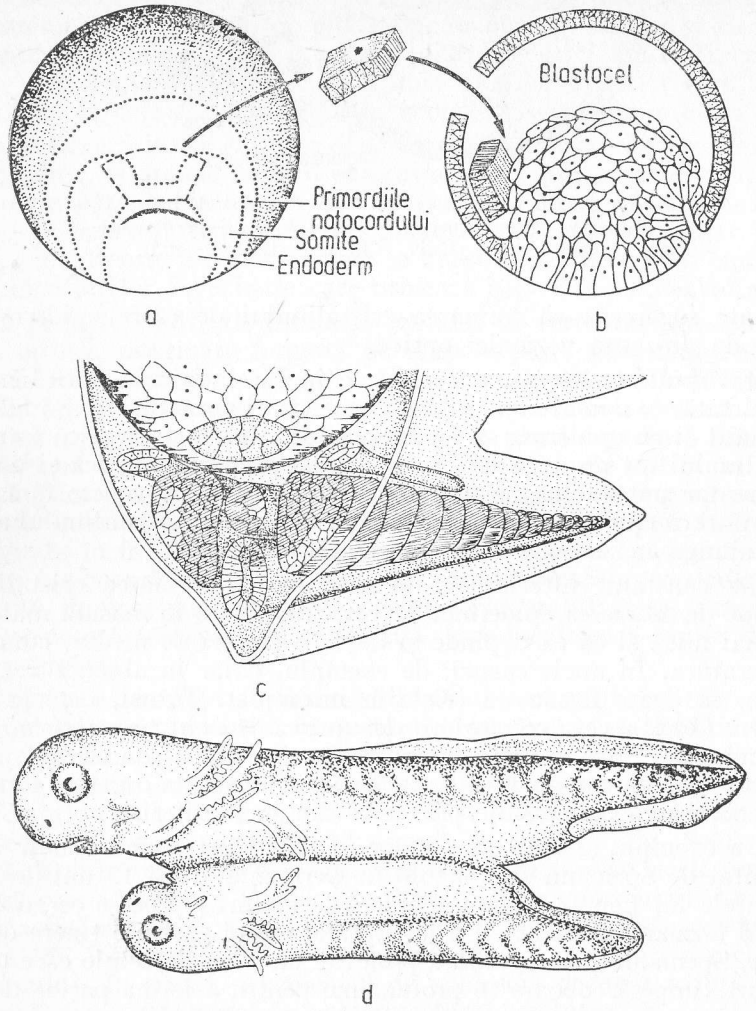


Fig. 5—41. Transplantarea unui fragment din buza superioară a blastoporului la o altă gastrulă (*a*, *b*) și diferențierea grefei și a țesuturilor asociate (*c*, *d*). În *c*, țesuturile derivate din grefă sînt haşurate (după J. Holtfreter și V. Hamburger, în *Analysis of Development*, B. Willier, P. Weiss și V. Hamburger, eds., Saunders, 1955, p. 244).

exact ca în localizarea sa normală. Această combinație gazdă-grefă ducea, în mod surprinzător, la formarea, într-o măsură mai mare sau mai mică, de organisme „gemene", adică prezentînd de obicei, 2 trunchiuri și, adeseori, 2 capete și 2 cozi. În cazurile extreme, apăreau 2 embrioni aproape completi, fuzionați prin părțile lor ventrale. Secțiunile microscopice efectuate la acești embrioni arată 2 notocorduri, 2 garnituri de somite, alte structuri mezodermice și 2 tuburi neurale. Jumătate din aceste structuri pot fi, bineînțeles, considerate ca structuri produse în mod normal de către gazdă. Celelalte structuri dorsale, care au luat naștere în partea ventrală a gazdei, se datoresc însă grefei.

Rezultatele se pot explica în două moduri: pe de o parte, se poate considera că grefa însăși a dat naștere structurilor embrionare suplimentare în totalitatea lor. Cealaltă explicație ar fi că grefa a dat naștere numai unei părți din structurile secundare, și că țesuturile adiacente ale gazdei au fost induse să le formeze pe celelalte. O trăsătură esențială a experiențelor lui Spemann și Mangold o constituie faptul că grefa provenea de la o specie cu celule colorate diferit de celulele gazdei. Autorii au constatat că la embrionul secundar notocordul și regiunile adiacente ale somitelor se compun din celule de tipul grefei și că numai cîteva astfel de celule apar și în tubul neural. Cea mai mare parte a tubului neural ca și regiunile laterale ale mezodermului, se compun din celule ale gazdei, Mai mult, endodermul gazdei se cutează chiar, formînd un intestin tubular. Astfel, celulele gazdei situate în vecinătatea grefei au fost determinate să colaboreze cu grefa la formarea unor structuri care, altfel, nu s-ar fi dezvoltat niciodată. Această experiență sugerează existența unor mecanisme de integrare spațială, care fac ca, la embrionul normal, notocordul să fie localizat pe axul dorsal al embrionului imediat sub tubul neural și deasupra tubului digestiv, cu somitele de o parte și de alta.

Experiențele de transplant au demonstrat deci faptul că dezvoltarea unor grupe de celule poate fi fundamental modificată prin schimbarea celulelor cu care ele se asociază în mod normal în embrion cu celule de alt tip. Considerînd aspectul fizic al problemei, există trei căi pe care o celulă poate influența alte celule. O cale ar fi secretarea de substanțe asemănătoare cu hormonii, care pot circula în organism, ajungînd astfel în contact cu alte celule. Această posibilitate trebuie însă exclusă ca factor semnificativ al coordonării spațiale, deoarece substanțele circulante au o distribuție prea difuză. La extrema opusă ar fi posibilitatea contactului direct între celule, fie *per se*, fie prin transferul direct al unui „agent inductor" de la o celulă la alta, ca factor critic în procesul inducției. Această posibilitate întrunește, evident, toate condițiile necesare integrării spațiale. E interesant de notat că la celulele vegetale, presupunînd că și în cazul lor au loc in-

teracțiuni inductive, plasmodesmele constituie singurul mijloc de comunicare între celule, spațiile intercelulare fiind absente.

În cazul embrionului animal mai există și o a treia posibilitate. Pentru ca celulele ce interacționează să fie intim asociate, ele nu trebuie neapărat să fie în contact efectiv între ele, ci doar suficient de apropiate pentru ca celulele inductoare să poată altera într-un mod sau altul mediul local al celulelor induse. Legătura dintre celule, fără contact efectiv, s-a dovedit a fi o condiție suficientă pentru inducție, în mai multe cazuri studiate cu ajutorul unor filtre de grosimi și porozități diferite, interpuse între celulele inductoare și cele induse.

O cale importantă pentru cercetările actuale asupra mecanismelor interacțiunilor inductive constă în elaborarea unor sisteme de culturi cu medii adecvate pentru diferențierea unor mici fragmente de embrion. În astfel de sisteme simplificate, se poate controla cu suficientă precizie mediul celular, chimic și fizic în care se dezvoltă un organ. Avem deci toate temeiurile să sperăm succese viitoare în studiul substratului material al inducției.

MODELAREA

Deoarece anatomia organismului adult relevă multă precizie, trebuie ca mecanismele ce controlează creșterea și diferențierea să opereze în mod țintit în diferite regiuni ale organismului. Vom încheia discuția despre controlul diferențierii prin prezentarea unor aspecte pe care le vom include în noțiunea de modelare a dezvoltării.

Pînă la un punct, organismul poate conta pe informații externe pentru a-și orienta creșterea și diferențierea. Acesta este, de exemplu, mecanismul probabil care determină direcția germinării sporilor și a zigoților la multe plante. Un exemplu clasic este cel al oului algei brune *Fucus*, la care primul semn vizibil de diferențiere este formarea unei protuberanțe (fig. 5-42). După aceea, oul se divide în 2 celule fiice, dintre care una primește protuberanța, care continuă să se alungească formînd rizoizii ce ancorează planta la substrat. Cealaltă celulă fiică dă naștere celulelor din care se vor compune părțile erecte ale plantei. Se poate dovedi că punctul în care începe formarea plăcii de ancorare este determinat de condiții de mediu inegal distribuite, dintre care cea mai importantă este direcția luminii. Placa de ancorare crește de pe partea neluminată a oului, iar partea luminată formează părțile erecte ale plantei. S-ar putea ca tot factorii externi să fie responsabili de orientarea diferențierilor inițiale și la alte celule; de pildă, în cazul diferențierii polului animal și polului vegetativ al ovulelor animale. Evident, aici nu mediul extern, ci mediul ovarian exercită influența directă. Efecte de acest fel sînt posibile, mai ales, la unele organisme

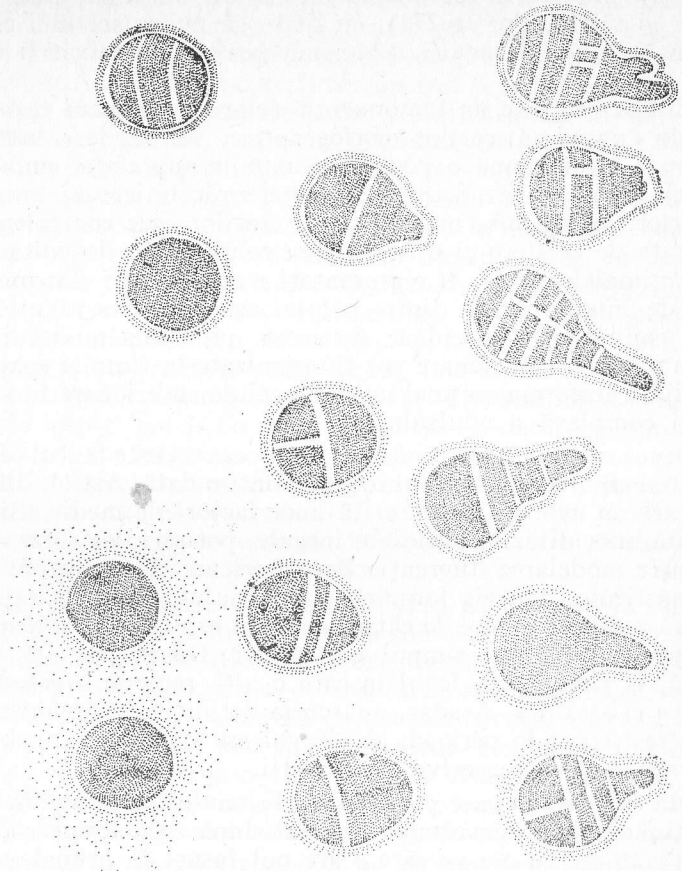


Fig. 5—42. Primele stadii ale dezvoltării ouălor de *Fucus*, în reprezentarea lui Thuret din 1854. În stînga—jos se observă ouă înconjurate de spermatozoizi, iar în partea dreaptă, formarea rizoidului; în majoritatea ouălor se vede subîmpărțirea în celule (după G. Thuret, *Annales des Sciences Naturelles*, IV, 1854, Pl. 14).

cum sînt insectele și plantele cu flori, la care orientarea primelor diferențieri ale celulelor reproducătoare este determinată de structura ovarului. În cazul ouălor insectelor, de exemplu, axul anteroposterior al embrionului este întotdeauna paralel cu cel al ovarului în care s-a format ovulul.

Se poate presupune că mediul extern continuă să participe la modelarea organismului și în cursul dezvoltării sale ulterioare. Atît lu-

mina, cît și gravitația joacă roluri esențiale în orientarea creșterii tulpinilor și rădăcinilor (p.271), cu toate că nu există nici o dovadă concludentă că acești factori determină poziția diferențierii tipurilor celulare specifice.

Mediul extern este un factor de modelare și în cazul embrionului animal; în timpul mișcărilor morfogenetice, viitoarele celule epidermice adoptă întotdeauna o poziție situată la suprafața embrionului, iar celulele neurale, mezodermice și endodermice migrează întotdeauna spre interior. În schimb, majoritatea factorilor care controlează localizarea, rata de creștere și diferențierea celulelor în dezvoltarea ulterioară a animalelor par a fi reprezentați nu de factori din mediul extern, ci de interacțiunile dintre celule, așa cum am văzut în cazul inducției embrionare. Se ridică, de aceea, problema modului în care o serie de inducții embrionare pot fi organizate în timp și spațiu, pentru a dirija transformarea unei mase de celule embrionare în structura precisă și complexă a adultului.

Poate cea mai utilă observație în acest context este faptul că această complexitate se elaborează treptat și nu dintr-o dată. Astfel, diferențele inițiale care au apărut, fie datorită unor factori de mediu asimetrici, fie datorită unor diviziuni celulare inegale, pot servi ca surse de informații pentru modelarea diferențierilor ulterioare. Un exemplu în acest sens îl constituie inducția formării cristalinului. Vezicula optică este o structură a cărei formare de către ectoderm este o parte a răspunsului la inducția neurală din timpul gastrulării. Odată formată însă, ea determină, la rîndul său, locul în care o altă regiune a ectodermului va produce cristalinul. Așadar, anatomia definitivă a organismului se construiește treptat în perioada de dezvoltare embrionară, sub controlul unei succesiuni progresive de inducții.

Există însă numeroase părți ale embrionului care manifestă o oarecare autonomie în dezvoltare, imediat după ce se formează, autonomie asemănătoare cu cea pe care o are oul însuși în primele stadii de dezvoltare. Un exemplu în acest sens îl constituie mugurii membrelor la vertebrate, care, după cum am văzut, sînt alcătuiți dintr-un înveliș epidermic ce acoperă o acumulare de celule mezenchimatoase provenite din mezodermul plăcii laterale (p.184). Dezvoltarea mugurelui unui membru este, bineînțeles, influențată într-o oarecare măsură de restul embrionului, după cum ne putem da seama din faptul că întotdeauna mugurele se formează exact în locul în care trebuie să se afle în viitor un membru și din faptul că părțile anterioară și posterioară, dorsală și ventrală ale membrului rezultat coincid întotdeauna cu părțile respective ale întregului embrion (există și unele dovezi experimentale în acest sens, peste care vom trece).

Lăsînd însă la o parte aceste dependențe, mugurele unui membru manifestă o autonomie remarcabilă în modelarea propriei sale diferențieri, de pildă în determinarea punctelor în care se condensează celule mezenchimatoase pentru a forma precursorii cartilaginoși ai oaselor, a locurilor de formare a mușchilor și a poziției articulațiilor și a degetelor. Acest lucru poate fi demonstrat prin transplantarea unui mugure tînăr în alte regiuni ale embrionului, în care, în mod normal, nu se formează membre, sau prin introducerea sa într-un mediu de cultură. În aceste împrejurări complet neobișnuite, despre care nu am putea presupune că exercită vreo influență asupra modelării, mugurele se va dezvolta aproximativ normal. În stadiul de dezvoltare în care se obțin astfel de rezultate prin transplantare, în cadrul mugurelui nu poate fi detectată nici o organizare sau diferențiere, în afara distincției dintre epidermă și mezenchim. Organizarea primitivă a mugurelui unui membru este dovedită și de faptul că, împărțit în două părți, fiecare dintre acestea poate forma, într-un mediu nutritiv, fizic adecvat, un membru întreg și nu jumătăți de membre. De asemenea, doi muguri întregi pot fi făcuți să fuzioneze și, dacă orientarea axelor lor coincide, ei vor forma un singur membru și nu două. În ciuda lipsei oricărei diferențieri aparente, mugurele unui membru include totuși în structura sa organizarea necesară care să-i permită să dea naștere unui membru cu orientare corectă, în lipsa altor stimuli de modelare furnizați de țesuturile înconjurătoare.

Dezvoltarea embrionului animal pare să conste în special în subîmpărțirea treptată a individului în zone tot mai restrînse, cum sînt mugurii membrelor; localizarea și orientarea inițială a acestor zone se stabilesc prin interacțiunea cu țesuturile înconjurătoare, dar, pînă la urmă, ele dobîndesc o anumită autonomie. Pentru descrierea acestui fenomen au fost propuși mai mulți termeni. Regiunile unui embrion care pot să se modeleze prin ele însele, în absența stimulilor externi, au fost numite *cîmpuri*, iar procesul de autoorganizare pe care ele îl desfășoară a fost numit *individualizare*. Acești termeni sînt însă folosiți uneori impropriu și nu trebuie să ne servim de ei decît ca de niște convenții propuse pentru descrierea unor fapte experimentale.

EREDITATEA ȘI DEZVOLTAREA

Una dintre observațiile fundamentale care au stimulat studiul eredității este aceea că celulele reproducătoare se dezvoltă dînd naștere la adevărate „facsimile" (copii) ale organismului parental la vîrste comparabile. Studiul moștenirii mutațiilor a scos la iveală faptul că numeroase aspecte ale informației ereditare care influențează configurația specifică a dezvoltării sînt conținute în structura cromozomilor. În aceeași citoplasmă, în aceleași condiții de mediu și în prezența

aceleiași garnituri de gene nucleare, existența unei mutații determină o modificare a rezultatului dezvoltării. Într-adevăr, prezența mutației este indicată tocmai de efectele ei asupra dezvoltării.

Efectele unei mutații într-un sistem de dezvoltare reprezintă o problemă complexă, cu aspecte specifice pentru fiecare nivel de organizare la care aceste efecte sînt studiate. Un exemplu îl constituie acțiunea genei care produce la om boala ereditară numită anemie falciformă. La nivel proteic, această genă se deosebește de alelele sale, determinînd o secvență de aminoacizi a proteinei din structura hemoglobinei diferită printr-un singur aminoacid. În stare heterozigotă, eritrocitul conține un amestec de hemoglobină normală și hemoglobină mutantă. În stare homozigotă, care de obicei este letală, toată hemoglobina este de tip mutant.

La nivel celular, gena afectează structura eritrocitului, prin aceea că hemoglobina mutantă, în stare neoxigenată, tinde să cristalizeze, în timp ce hemoglobina normală rămîne în soluție în interiorul eritrocitului. Formarea cristalelor conferă eritrocitelor o formă caracteristică, de la care se trage și numele bolii. La nivelul organismului, transcrierea genei are mai multe efecte. Unul dintre acestea este o pronunțată scădere a vitalității, mai ales la indivizii homozigoți, datorită faptului că hemoglobina mutantă este un transportor de oxigen mult mai puțin eficient decît cea normală. Pe lîngă aceasta, se mai constată un alt efect, mai greu de explicat. Indivizii heterozigoți sînt mai rezistenți la infestarea cu protozoarul care produce malaria.

În general, se consideră că, la nivelul celulei și al organismului, rolurile acestei gene, ca și ale tuturor genelor, se exercită exclusiv prin intermediul secvenței specifice de aminoacizi din proteinele a căror sinteză o controlează. O proteină ca hemoglobina este un constituent esențial al organismului uman și este ușor de înțeles că o mică modificare a structurii sale poate avea consecințe neprevăzute la nivele superioare de organizare.

Deși gena ce produce anemia falciformă nu are efecte morfogenetice evidente în afară de deformarea eritrocitelor, ea este una dintre puținele ale căror efecte sînt cunoscute la fel de bine la toate cele trei nivele de organizare, astfel încît observarea deosebirilor dintre acestea față de cele normale este pregnantă[21]. Există numeroase alte gene morfo-

[21] Hemoglobina normală este formată din 2 lanțuri polipeptidice α și 2 lanțuri β. Sinteza lor este condiționată de 2 perechi de gene structurale. Fiecare lanț conține, în medie, 150 aminoacizi într-o succesiune riguros exactă. Este suficient ca un singur aminoacid să fie înlocuit cu un altul pentru ca structura și funcția hemoglobinei să se schimbe. Astfel, dacă în lanțul α al hemoglobinei normale A o moleculă de acid glutamic este înlocuită cu valina, apare o nouă hemoglobină, hemoglobina S.

S-a demonstrat că la purtătorii acestei mutații hemoglobina este de două feluri: 30—40% hemoglobina S și 60—70% hemoglobina normală A. La homozigoții (organisme care nu posedă decît un tip de factori ereditari) pentru această mutație se găsește numai hemoglobina de tip S.

În starea heterozigotă nu se observă tulburări chimice evidente. În starea homozigotă însă mutația determină anemia drepanocitară, letală înainte de perioada de reproducere.

Hemoglobina anormală este extrem de frecventă în Africa, în Congo, frecvența ei crește pînă la 20—30%. Pentru a explica acest fenomen neobișnuit, *Allison* (1954) observa că gena răspunzătoare de această boală este răspîndită în regiunile cu malarie endemică puternică (malaria falciparum). În mod firesc, el a presupus că ar putea să existe o relație directă între frecvența genei pentru hemoglobina S și intensitatea malariei (*n. ed. rom.*).

genetice, cum sînt cele ce cauzează apariția de degete supranumerare, ca și alte anomalii morfogenetice și genele care afectează rata de creștere a organismului. Numeroase gene au efecte multiple asupra morfologiei organismului. De exemplu, la șobolan, există o genă mutantă care, în stare homozigotă, determină o hipertrofie a multor structuri cartilaginoase. Cartilajele ce căptușesc cavitățile nazale și trahea (conductul dintre laringe și plămîni), ca și cele ce dau naștere coastelor, se îngroașă excesiv. Una dintre numeroasele consecințe ale acestor deformări este îngreuierea respirației, ceea ce, de obicei, duce la moartea animalului. Fenomenul nu a fost explicat la nivel celular și este chiar mai puțin înțeles la nivel molecular. Conceptele actuale ale geneticii aplicate în acest caz explică efectele multiple ale mutației respective prin intermediul unei forme neobișnuite de proteină cu funcție critică, sau cu o poziție cheie în celulele cartilajului.

O altă abordare a procesului dezvoltării cu mijloacele geneticii se referă nu la diferențele dintre organisme cu genotipuri diferite, ci la diferențele dintre celulele unui organism, care s-au angajat pe căi deosebite de diferențiere. Celulele care s-au diferențiat pe căi deosebite, ca, de exemplu, un eritrocit și o celulă musculară, conțin anumite proteine foarte diferite. Ambele tipuri de celule provin prin mitoză dintr-o celulă mamă ancestrală, comună, care a existat într-un anumit stadiu timpuriu de clivare. Este deci logic să presupunem că ele au avut, cel puțin pînă la un punct, aceeași garnitură de gene, dar, între timp, s-a întîmplat ceva ce a dus la o sinteză masivă de hemoglobină într-un caz și de actină și miozină în celălalt. Pe scurt, se poate presupune că în fiecare din cele două cazuri s-a putut manifesta rolul unor seturi diferite de gene.

Nu toate cazurile de diferențiere celulară se explică direct prin această schemă. Una dintre deosebirile dintre o traheidă și o fibră în xilem pare să rezide în diametrul celulei în momentul în care începe formarea peretelui secundar, iar acesta, la rîndul său depinde de mărimea la care a ajuns vacuola centrală. Deși aceste aspecte nu infirmă teoria existenței anumitor diferențe fundamentale la nivelul sintezei de proteine în cazul celor două structuri menționate, din acest exemplu

reiese complexitatea relațiilor dintre gene și diferențierea celulară. Se cunosc destule cazuri de diferențe calitative între proteinele diferitelor tipuri celulare, ca să fim obligați să considerăm activitățile de sinteză drept o caracteristică frecventă sau chiar generală a diferențierii celulare.

Factorii ce controlează diferențierea operează prin suprimarea acțiunii unor gene, permițînd exclusiv funcționarea altora, fapt confirmat în ultimul timp prin studiul cromozomilor la unele specii de muște. Aceste insecte trăiesc în cea mai mare parte a vieții lor ca larve, după care, prin metamorfoză, se transformă mai întîi în pupă și apoi în adult. O trăsătură neobișnuită a creșterii lor larvare este faptul că numeroase țesuturi se dezvoltă exclusiv prin mărirea volumului celulelor formate prin mitoză în stadiul de embrion. Pe parcursul creșterii, cromozomii din aceste celule se replică succesiv de mai multe ori, dar în absența mitozei filamentele duplicate nu se separă niciodată între ele. Astfel iau naștere cromozomi politenici alcătuiți din numeroase filamente paralele de ADN cu puțin ARN și proteine asociate[22]. În mod excepțional acești cromozomi se pot observa prin examinarea microscopică directă a unor celule care nu se află în mitoză. Ei au un aspect caracteristic, dat de o alternanță de benzi. La *Drosophila* și la alte cîteva specii de muște, s-a demonstrat că genele pot fi identificate prin desemnarea benzii cromozomale pe care sînt localizate (Stern și Nanney, cap. 19).

O trăsătură interesantă a cromozomilor politenici este faptul că ei prezintă adeseori dilatări sau „pufe", în anumite puncte distincte din lungimea lor. În fiecare celulă de un anumit tip și aflată într-un anumit stadiu de dezvoltare, pufele apar în aceleași puncte pe cromozom. Pe parcursul dezvoltării însă, unele pufe pot dispărea apărînd altele noi. La tipuri diferite de celule, de exemplu, celulele din intestinul mediu și cele din glandele salivare, se observă aranjamente complet diferite ale pufelor în lungimea cromozomilor.

Pe baza observațiilor de mai sus s-a sugerat că formarea pufelor reprezintă o manifestare morfologică a activităților de sinteză ale unei gene din poziția respectivă de pe cromozom. În această interpretare, deosebirile dintre dispoziția pufelor pe cromozomii celulelor din glandele salivare și pe cei din celulele intestinului mediu reflectă faptul că în celulele organelor menționate, care au urmat căi diferite de diferențiere, operează gene diferite. În favoarea acestei interpretări vin o serie de studii asupra unei mutații ce afectează secreția salivară la *Chironomus*. La această insectă, la baza fiecărei glande salivare se află un grup de 4 celule care secretă un material granular ce intră în compoziția salivei. Înainte de a fi secretat, componentul granular apare sub forma unor picături în citoplasma celulară. La una din speciile de *Chironomus*, cele 4 celule bazale sînt incapabile să sintetizeze granulele în cantitate semnificativă. Examinarea cromozomilor a arătat că o anumită pufă prezentă în mod normal în celulele bazale la speciile ce sintetizează proteina lipsește de pe cromozomii speciei deficitare (fig. 5-43). Mai mult, experiențele de cartare a cromozomilor (care implică hibridări între specii care produc proteina și specii care nu o produc) au demonstrat că în regiunea în care apare pufa respectivă este, într-adevăr, localizată o genă ce controlează formarea granulelor în cele 4 celule bazale.

[22] Cromozomii politenici sînt cromozomi de tip special caracteristici nucleelor din glandele salivare ale larvelor de Diptere, celulelor epiteliale ale intestinului etc. Acești cromozomi pot depăși în mărime, chiar cu peste 200 de ori nucleele celulelor somatice obișnuite sau din meioză. Mărimea acestor cromozomi uriași este dată de clivarea repetată a celor 2 cromatide inițiale, fără separarea lor (*n. ed. rom.*).

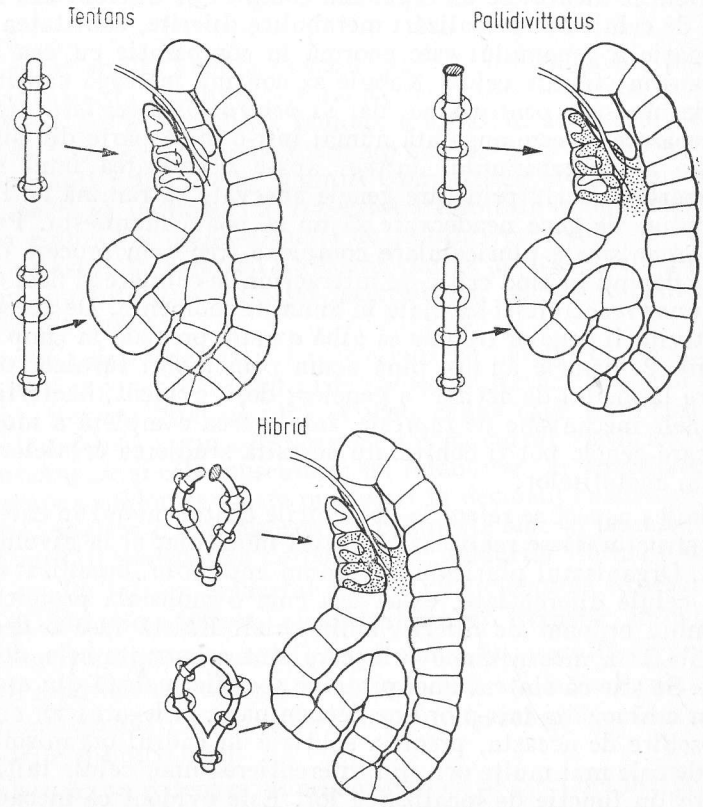


Fig. 5—43. Glandele salivare la două specii de *Chironomus* și la hibridul dintre ele. Dispoziția pufelor pe cromozomii politenici ai perechii a IV-a este prezentată lîngă fiecare tip celular (după W. Beerman, în American Zoologist, *3*, nr. 1, p. 29, 1963).

Coroborînd toate aceste rezultate, putem considera că formarea pufelor este, foarte probabil, o manifestare a acțiunii genei, ceea ce confirmă afirmația, și mai generală, că unul dintre aspectele importante ale diferențierii îl constituie răspunsul cromozomal la mecanismele de control al dezvoltării, ce rezidă fie în mediul extracelular (în cazul inducției), fie în citoplasmă (în cazul diviziunilor celulare diferențiate).

În încheiere, am dori să examinăm două aspecte diferite ale legăturii dintre specificitatea structurală la nivel molecular și cea la nivel de organism. Primul aspect decurge chiar din studiul asupra formării pufelor, pe care l-am prezentat. Este clar, cel puțin la prima vedere, că organismul pluricelular este o clonă de celule genetic identice, care descind pe cale mitotică dintr-o singură celulă, zigot sau spor. Atunci cînd celulele ce alcătuiesc un organism complex se diferențiază în sute de tipuri de celule cu specializări metabolice diferite, cantitatea totală de informație a genomului este enormă în comparație cu cea a unui microorganism; fiecare celulă trebuie să conțină întreaga cantitate de informație necesară pentru sine, dar și *pentru toate celelalte tipuri de celule*. Deoarece ea este angajată numai într-o mică parte din sintezele biochimice ale organismului întreg, apare necesitatea unui control nuclear foarte selectiv prin care genele adecvate să rămînă active, iar o multitudine de gene neadecvate să nu se poată manifesta. Pe lîngă aceasta, organismele pluricelulare complexe trec prin procese de dezvoltare ce depind în mod critic de interacțiunile celulare și deci de dezvoltarea unor reactivități speciale în anumite momente. De aceea, controlul activității genelor trebuie să aibă o mare precizie în timp și spațiu. Microorganismele au fost pînă acum principalul furnizor de date referitoare la modul de acțiune a genelor; deși, evident, bacteriile manifestă unele mecanisme de represie, înțelegerea completă a modalităților în care genele pot fi controlate necesită studierea celulelor metazoarelor și metafitelor.

Al doilea aspect se referă la deosebirile dintre modul în care specificitatea structurală se realizează la nivel molecular și la nivelul organismului. Organismul pluricelular este un ansamblu, organizat cu precizie, de celule diferențiate, exact așa cum o moleculă proteică este un ansamblu ordonat de diferiți aminoacizi. Există însă o deosebire fundamentală în mecanismele prin care sînt construite cele două ansambluri. Se știe că sinteza unei proteine specifice constă din aranjarea diferiților aminoacizi într-o ordine determinată, și legarea lor chimică. Spre deosebire de aceasta, precizia spațială în cadrul organismului ia naștere, de cele mai multe ori, din diferențierea unor celule inițial asemănătoare, în funcție de localizarea lor. Este evident că mecanismele de organizare la nivel molecular nu sînt reproduse de cele ce operează la nivelul organismului, cu toate că la ambele nivele unele aspecte ale dezvoltării sînt determinate de același tip de informație genetică.

6

Metabolismul organismelor pluricelulare

În jurul anului 1930 a devenit posibil, pentru prima dată, să se urmărească soarta biochimică a moleculelor diferitelor substanțe după pătrunderea lor în organism. Metoda folosită în acest scop (explicată pe larg în lucrarea lui Stern și Nanney) are la bază descoperirea faptului că izotopii introduși în anumiți compuși metabolici importanți se pot comporta ca indicatori ai traseului acestora în organism. Prin fracționarea chimică a unei varietăți de țesuturi prelevate de la animale hrănite cu astfel de compuși s-a văzut clar că aceștia s-au deplasat considerabil, au suferit scindări și recombinări, adesea într-un timp surprinzător de scurt.

A ceste prime observații i-au convins pe biologi că organismele și părțile lor componente nu sînt niște „obiecte" statice, așa cum se credea în trecut. S-a constatat că pînă și acele celule care păstrează o formă mai mult sau mai puțin constantă pe tot parcursul vieții lor, cum sînt celulele nervoase și cele musculare, își reînnoiesc în totalitate majoritatea componentelor de foarte multe ori în decursul existenței lor, pornind de la molecule noi. Moleculele complexe sînt în permanență scindate în unități moleculare de bază, iar „fondurile" formate din aceste unități se află într-un neîncetat schimb cu elementele structurale, cantitativ și calitativ constante ale organismului. Această „stare dinamică a constituenților organismului", după cum a fost numită de unul dintre pionierii studiilor cu izotopi, se extinde chiar și la moleculele simple, cum sînt aminoacizii, aparent unitari, care își schimbă neîncetat atomii și grupările chimice mici.

De aceea, nu putem privi organismul ca pe ceva definitiv, în sensul în care considerăm definitivă o structură cristalină (rocă, sticlă, metal); de pildă, în decembrie, organismul poate să aibă o compoziție complet diferită de cea pe care o avea în luna mai; el posedă numai permanența

formei, exact ca un vîrtej într-o apă curgătoare. Organismul viu este un astfel de vîrtej, prin care diferitele materiale circulă cu o viteză fantastică.

Ca primă aproximare, această activitate poate fi studiată prin măsurarea intrărilor și ieșirilor de materie și energie. Este exact ceea ce a realizat Lavoisier, în secolul al XVIII-lea, introducînd un cobai hrănit cu glucide într-un calorimetru și măsurînd schimburile sale termice și gazoase. El a demonstrat că prin combustia unui mol de zahăr, un animal produce aceeași cantitate de căldură și de dioxid de carbon și are nevoie de aceeași cantitate de oxigen ca și arderea unui mol de zahăr la o flacără.

Elucidarea mecanismelor metabolice reprezintă, bineînțeles, unul dintre principalele obiective ale biologiei celulare, dar la nivelul organismului se ridică o serie de probleme legate de starea pluricelulară, care impun o atenție deosebită. În parte, aceste probleme decurg din faptul că organismele sînt sisteme diferențiate în cadrul cărora diferitele părți au metabolisme diferite, dar aflate în interacțiune; cu alte cuvinte se manifestă, într-o proporție considerabilă, un fel de „hrănire încrucișată" între diferitele tipuri de celule și țesuturi. În plus, una dintre consecințele taliei mari la care au ajuns multe organisme pluricelulare este efectul acesteia asupra eficienței schimburilor cu mediul înconjurător. Cum este posibil schimbul indispensabil de materie și energie dintre mediul înconjurător și o celulă din profunzimea țesuturilor organismului? În cele ce urmează vom analiza în detaliu această problemă.

Ca punct de plecare, vom analiza problema măsurării metabolismului global (al întregului organism), care oferă, poate, cele mai utile indicații asupra exigențelor organismului față de mediu, exigențe de materie și energie care trebuie satisfăcute pentru menținerea integrității, pentru dezvoltarea și reproducerea organismului.

METABOLISMUL GLOBAL AL ORGANISMULUI

Măsurarea metabolismului la organele intacte se confruntă cu o serie întreagă de dificultăți tehnice. Prima dintre acestea se leagă de aspectul pe care experimentatorul trebuie să-l aleagă pentru măsurători. La animale și la plantele heterotrofe, celulele componente pot avea metabolism aerob sau anaerob; de aceea, metabolismul total este adeseori o combinație a acestora. Metoda simplă (și utilizată cel mai frecvent) a măsurării *consumului de oxigen* poate duce la concluzii false. La plantele verzi fotoautotrofe, problema este încă și mai dificilă; procesul fotosintezei (în care se *consumă* dioxid de carbon și se *produce* oxigen) se desfășoară simultan cu metabolismul energetic căruia, de altfel, îi furnizează materialul chimic inițial. Cum acesta, în cazul în

care este aerob, utilizează oxigen și produce dioxid de carbon, pentru a putea măsura consumul de oxigen, trebuie blocată fotosinteza, sau trebuie măsurată și ea în paralel.

Metabolismul organismului întreg trebuie, totodată, să fie evaluat într-un „sistem închis", în care temperatura, atmosfera aflată la dispoziție, produsele metabolismului, ca și resursele nutritive, să fie menținute constante (sau cel puțin controlate), ceea ce, din punct de vedere tehnic, este adesea dificil: un zoolog ingenios a rezolvat odată problema în cazul unui elefant, e adevărat, unul destul de mic, dar încă nimeni nu a avut atîta imaginație încît să o facă în cazul unui stejar. Numeroase asemenea măsurători s-au efectuat pe *părți* ale organismului, dar nu există nici o garanție că părțile sînt identice între ele din acest punct de vedere. Dimpotrivă, în cele mai multe cazuri, este cert că nu sînt.

Toate metodele utilizate pentru determinarea metabolismului global implică măsurarea consumului de oxigen, a producției de dioxid de carbon sau a ambelor, într-un sistem închis. Dacă trebuie măsurat consumul de oxigen, organismul este introdus într-o incintă ce conține o substanță ce absoarbe dioxidul de carbon; astfel, modificarea totală a volumului sistemului se datorește consumului de oxigen, care se măsoară manometric în condiții de termostatare. Au fost imaginate numeroase adaptări ale acestei scheme principale, destinate cercetărilor pe organisme mici, sau chiar pe celule izolate, sau altele ce permit absorbția oxigenului și măsurarea producției de dioxid de carbon etc. Dacă se folosește material vegetal, se efectuează, de obicei, măsurători comparative la lumină și la întuneric; la întuneric, bineînțeles, se poate măsura metabolismul respirator fără ca el să interfere cu fotosinteza.

Rezultatele unui număr uriaș de experiențe scot la iveală unele trăsături generale ale metabolismelor globale ale diverselor organisme. Prima dintre aceste trăsături nu este deloc cuprinzătoare: cel mai important factor de care depinde rata metabolică (exprimată, de obicei sub forma cantității de oxigen consumat per unitate de greutate uscată, într-o oră) este intensitatea cu care se desfășoară creșterea sau orice altă activitate[23]. De exemplu, insectele zburătoare au un metabolism mai activ decît cele sedentare; în cazul plantelor superioare, care, așa cum am mai văzut, se află într-un fel de stare de „creștere permanentă", nivelul metabolic este proporțional cu procentajul pe care îl reprezintă țesuturile angajate în elongație activă din planta întreagă. Plantele tinere respiră mult mai activ decît cele adulte.

[23] Vîrsta este un factor esențial care trebuie luat în considerare la aprecierea metabolismului energetic al diferiților indivizi, deoarece metabolismul de repaus și pe nemîncate se intensifică pe măsură ce individul crește și se maturizează, și apoi scade în preajma bătrîneții. Raportat la dimensiunile sale corporale, un tînăr în creștere prezintă o viteză metabolică mai mare decît un adult, deoarece creșterea reprezintă un proces care consumă energie (*n. ed. rom.*).

La animalele superioare există diferențe spectaculoase în privința ratei metabolice, între cele a căror temperatură variază în funcție de cea a mediului (poikiloterme) și cele care cheltuiesc energie pentru a-și menține temperatura constantă (homeoterme[24] — mamifere și păsări). Evident, homeotermia presupune o activitate metabolică suplimentară și de aceea animalele homeoterme au rate metabolice mult mai mari decît cele cu sînge rece. În cazul păsărilor și al mamiferelor există o corelație riguroasă între talie și rata metabolică. În general, păsările și mamiferele mici prezintă un consum de oxigen, raportat la greutatea corpului, mult mai mare decît cele mai mari (fig. 6-1). Această corelație are o explicație foarte simplă. Trebuie să reamintim (și vom avea ocazia, în curînd, să ne referim din nou la acest aspect) că un organism este o structură tridimensională și că, pe măsură ce îi cresc dimensiunile lineare, suprafața sa crește proporțional cu *pătratul* dimensiunilor lineare, iar volumul, proporțional cu aceste dimensiuni *la cub*. De exemplu, un cub cu latura de 1 cm are o suprafață totală de 6 cm^2 și un volum de 1 cm^5; dacă se dublează latura, suprafața totală va fi de 24 cm^2, iar volumul de 8 cm^5. Astfel, prin dublarea dimensiunilor lineare, suprafața totală a crescut de 4 ori (2^2), iar volumul de 8 ori (2^3). Exact la fel se întîmplă și în cazul organismelor aflate în creștere. Pierderea de căldură în mediul înconjurător este un fenomen dependent de suprafața totală, dar producerea de căldură este în funcție de *masa* țesuturilor implicate în acest fenomen, și de aceea, depinde de volum. Cu cît un animal homeoterm este mai mare, cu atît producerea de căldură este mai mare, în raport cu suprafața care iradiază căldura în mediu și cu atît activitățile metabolice (raportate la greutatea corpului) pe care trebuie să le desfășoare pentru a-și menține temperatura corporală deasupra temperaturii mediului sînt mai reduse.

O consecință interesantă a acestui fenomen este faptul că cele mai mici rozătoare și insectivore (unii șoareci și lilieci), dintre mamifere, și păsările colibri au dezvoltat adaptări pentru reducerea temperaturii lor corporale. Aceste specii au capacitatea de a-și reduce temperatura

[24] Pe baza cercetărilor privind influența temperaturii mediului asupra temperaturii corporale a animalelor, acestea au fost împărțite în două categorii: *animale poikiloterme* (cu temperatură variabilă) și *animale homeoterme* (cu temperatură constantă).

Dintre poikiloterme fac parte toate nevertebratele și vertebratele inferioare (ciclostomi, pești, batracieni și reptile). Unele dintre aceste animale (anumite reptile) sînt capabile să-și controleze temperatura corpului și metabolismul.

Dintre homeoterme fac parte, cu unele excepții, păsările și mamiferele. Invariabilitatea temperaturii lor corporale se datorește faptului că ele dispun de mecanisme perfecționate de termoreglare.

Obișnuința de a atribui animalelor poikiloterme și denumirea de *„animale cu sînge rece"* spre deosebire de homeoterme, cărora li se mai spune și *„animale cu sînge cald"*, poate da naștere la confuzii, ambele denumiri fiind improprii (*n. ed. rom.*)

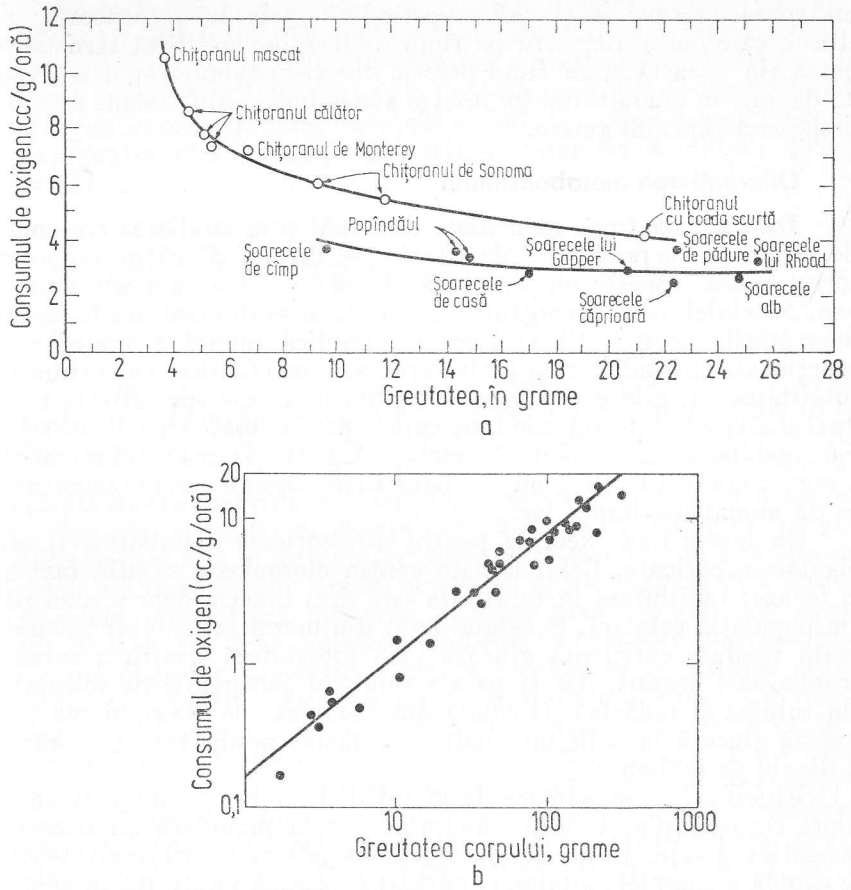


Fig. 6—1. a) Consumul de oxigen în funcție de greutatea corpului la cîteva specii de mamifere mici. *b*) Consumul de oxigen la indivizii aceleiași specii de crab (*Pugettia*) în funcție de greutatea corpului (după C.L. Prosser și colab., *Comparative Animal Physiology*, Ist ed., Saunders, 1950).

corporală pînă la temperatura mediului în perioadele de inactivitate. În felul acesta, ele evită exigențele metabolice impuse de pierderea permanentă de căldură. Fenomenul poate avea și un alt efect, secundar. Se observă că homeotermele mici, care duc o viață metabolică cu ritm înalt, plătesc metabolismul lor intens de obicei, printr-o durată limitată a vieții. Se pare că aceste viețuitoare au longevitate

mai mare dacă pot să-și reducă periodic temperatura corporală; unii lilieci, care fac acest lucru pe timp de noapte, iar toată iarna hibernează (în această stare fiind practic inerți metabolic) pot trăi peste 25 de ani, în ciuda taliei lor mici și a metabolismului intens pe care îl desfășoară cînd sînt active.

Diferențierea metabolismului

Deși se pot trage numeroase concluzii prin studierea consumului de oxigen sau a producției de dioxid de carbon de către organisme, totuși multe aspecte nu sînt încă elucidate. Așa cum am arătat în cap. 5, celulele oricărui organism pluricelular se diferențiază în decursul dezvoltării; această diferențiere nu implică numai forma și starea funcțională a celulei, ci și activitățile sale metabolice. Organismul, în totalitatea sa, este o populație integrată de celule specializate individual și aflate în interacțiune între care se produc toate tipurile de schimburi metabolice și de cooperare metabolică. Măsurarea ratei metabolice a organismului ca întreg nu ne spune nimic despre aceste fenomene, ci ne dă numai rezultanta lor.

Un foarte bun exemplu pentru diferențierea metabolică îl oferă plantele superioare. Celulele care conțin cloroplaste se află mai ales în frunze; fotosinteza în totalitate este deci funcția doar a unei părți din populația celulară. O celulă dată, din mezofilul frunzei trebuie să poată produce suficientă glucoză prin fotosinteză pentru a satisface nevoile sale proprii, dar și pe ale celulelor incapabile de fotosinteză din tulpină și rădăcină. O celulă din rădăcină, de exemplu, va folosi această glucoză în căile metabolice oxidative producătoare de energie și dioxid de carbon.

Schimburi asemănătoare de metaboliți au loc și în cazul animalelor. De exemplu, celulele musculare de la mamifere au necesități energetice uriașe, fiind angajate într-un proces de conversie extrem de rapidă a energiei chimice în energie mecanică implicată în contracție. O celulă musculară aflată în contracție depinde în mare măsură de energia generată prin metabolismul său anaerob, producînd astfel mari cantități de acid lactic (vezi schemele metabolismului energetic în Stern și Nanney, cap. 7). Mai mult, nevoia sa de compuși macroenergetici este extrem de acută. Celula musculară este aprovizionată cu glucoză din sînge. La rîndul său, sîngele primește glucoza de la celulele ficatului, care sînt specializate în vederea depozitării sale sub forma polimerului numit *glicogen*. Dacă o celulă musculară în plină activitate acumulează acid lactic, o mare parte din acesta trece în sînge și se întoarce pe această cale la ficat, unde servește la resintetizarea glicogenului. Cu alte cuvinte, două tipuri de celule diferențiate, celula hepatică și celula musculară, fac schimb de produși metabolici, după o schemă cu evidentă eficiență pentru organismul întreg.

Aceste exemple demonstrează că celulele sînt diferențiate și în privința tipului lor de metabolism, așa cum sînt în privința formei și a mărimii. Cea mai importantă trăsătură a acestei specializări metabolice este faptul că ea a dat naștere *dependenței* unui tip de celule de altul, pentru un anumit produs metabolic. Astfel, metabolismul global al unui organism este produsul unei serii de metabolisme celulare speciale intricate.

SCHIMBURILE CU MEDIUL

Necesitatea schimburilor

Pînă la sfîrșitul acestui capitol, ne vom ocupa de sistemele pe care le utilizează organismul pentru a pune în legătură celulele sale cu sursele de materie și energie necesare metabolismului; evident, o celulă trebuie să fie aprovizionată cu tot ce este necesar pentru desfășurarea fiecăreia dintre funcțiile metabolice pe care le exercită. Cu toate acestea, una din primele consecințe ale pluricelularității este faptul că unele celule se află în interior, iar altele spre exterior; în general, organismele nu constau din lamele netede de celule dispuse în 2 straturi, deși unele nevertebrate inferioare și unele plante acvatice se apropie mult de acest tip de organizare. Problema se complică mult, de pildă, în cazul plantelor superioare, la care suprafețele de schimb intră în contact cu 2 medii radical deosebite, atmosfera și solul. Un rezultat important al structurii tridimensionale a organismelor este faptul că interacțiunile cu mediul au loc în 2 faze, prima constînd în *schimburile* dintre mediu și celulele de la suprafață, iar cea de-a doua, în *transportul* energiei și materiei pînă la celelalte celule. Evident, mecanismele de transport intern pot funcționa numai pe baza a ceea ce a fost deja absorbit de către celulele aflate în contact cu mediul; de aceea, ne vom ocupa mai întîi de procesele schimburilor cu mediul.

Schimburile energetice. Rolul mecanismelor de schimb și transport la organismele pluricelulare este de a asigura tuturor celulelor condițiile și materialele necesare desfășurării activităților lor. De obicei, avem tendința să considerăm numai schimburile de materiale, dar numeroase relații cu mediul implică schimburi energetice. De exemplu, metabolismul activ al unor celule produce mari cantități de căldură și, fie că organismul își reglează temperatura menținînd-o constantă, fie că nu, un proces important de schimburi energetice implică transferul căldurii. Unele bacterii și alge albastre-verzi pot suporta extreme de temperatură remarcabile, dar cele mai multe celule nu pot; constituenții proteici esențiali pentru activitatea enzimatică și pentru integritatea structurală își păstrează proprietățile native numai în cadrul

unui spectru relativ limitat de temperaturi, numite temperaturi „fiziologice". Consecințele unor schimburi energetice neadecvate pot fi observate, de exemplu, în cazul spatulelor (tulpini centrale cărnoase) unor plante, la care căldura metabolică poate ridica temperatura superficială a țesutului pînă la 60°, producînd chiar senzația de fierbinte la atingere. Necesitatea transferului căldurii nu se limitează numai la *pierderile* de căldură; păstrarea căldurii metabolice poate fi de importanță critică în mediile cu temperaturi scăzute. La fel de evidentă este importanța schimburilor energetice de felul celor ce implică lumina la plantele fotosintetizatoare, ca și recepționarea unei game largi de stimuli prin intermediul organelor de simț. Deși în acest din urmă caz energia nu intră în contact nemijlocit cu toate celulele organismului, informația furnizată permite ajustări de cea mai mare importanță între organism, ca întreg, și mediul său înconjurător (cap. 7).

Schimburile materiale. Exteriorul organismului reprezintă o suprafață de transfer pentru numeroase substanțe esențiale pentru celulele din interior. În primul rînd, celulele din interior necesită o varietate de substanțe ce pot fi considerate „hrană", care reprezintă componenții moleculari din care celula își sintetizează propriile macromolecule și substanțele metabolismului oxidativ producător de energie. Organismele autotrofe sînt capabile să sintetizeze aceste substanțe din precursori relativ simpli, dar un organism heterotrof este obligat să le importe din mediu și pentru aceasta este dependent de schimburile cu mediul extern. În al doilea rînd, mediul intern apos este esențial pentru existența celulelor, iar conținutul său în ioni anorganici trebuie să fie controlat îndeaproape. În sfîrșit, gazele respiratorii, oxigenul și dioxidul de carbon, trebuie să fie și ele transferate, iar numeroșii produși ai metabolismului celular trebuie eliminați, fie din cauză că sînt toxici, fie din cauză că acumularea lor ar putea împiedica desfășurarea ulterioară a reacției biochimice reversibile prin care au fost produși.

Așadar, energia în forme variate, ca și o multitudine de tipuri diferite de molecule, trebuie să se afle într-un flux constant la suprafața unui organism. Acest flux este reglat prin mecanisme ce controlează cantitatea, calitatea și viteza acestor schimburi dintre organism și lumea înconjurătoare.

Mecanismele celulare ale schimburilor cu mediul

Ne-am referit mai înainte (p. 213) la relația matematică ce guvernează creșterea relativă a volumului și a suprafeței; pe măsură ce crește organismul, creșterea taliei atrage inevitabil *creșterea mai pronunțată a volumului în raport cu suprafața*. Scăderea raportului suprafață/volum, ce are loc în cursul creșterii organismului, face ca sistemele de schimburi superficiale să facă față tot mai greu necesităților celulelor din interior.

De aceea, nu este surprinzător faptul că principala caracteristică a sistemelor celulare implicate în aceste schimburi o constituie prezența unor structuri complicate, destinate sporirii relative a suprafeței.

Schimburile respiratorii. Problema schimburilor de O_2 și CO_2 poate fi formulată destul de simplu (cele ce urmează sînt preluate în parte din studiul lui August Krogh, a cărui carte, *Fiziologia comparată a respirației*, este o valoroasă prezentare a problemei, utilă celor ce vor să aprofundeze acest subiect). Toate schimburile gazoase au loc prin difuziunea simplă a gazelor, datorită unor gradiente de concentrație (deși, la un moment dat, s-a crezut că ar exista și mecanisme de transport „activ" al oxigenului, acestea nu au putut fi dovedite decît în cazul special al vezicii înotătoare de la pești, care însă este un organ hidrostatic și nu unul respirator[25].

Transferul oricăror substanțe printr-o suprafață de difuzie depinde de gradientul concentrației, după legea lui Fick:

$$\frac{ds}{dt} = DA\,\frac{dc}{dx},$$

unde A este suprafața, iar D, constanta de difuzie. Cu alte cuvinte, cantitatea de substanță s ce traversează suprafața în timpul t este proporțională cu gradientul concentrației dc/dx, la nivelul suprafeței.

Să examinăm mai întîi schimburile de gaze în apă, mediul primordial al organismelor. La presiunea atmosferică standard (cea de la nivelul mării) și la temperatura de 20°C, apa poate conține aproximativ 6,5 ml oxigen la litru. Concentrația unui gaz în soluție apoasă se exprimă adeseori sub forma *tensiunii*, definită ca presiunea acelui gaz în atmosfera cu care soluția se află în *echilibru*. În aer, la o presiune atmosferică standard de 1 atmosferă (760 mm Hg), *presiunea parțială* a oxigenului este de 155 mm Hg, și deci tensiunea oxigenului dintr-un strat subțire de apă aflat în echilibru cu aerul este, de asemenea, de 155 mm Hg, adică 0,2 atmosfere.

Aceasta este cantitatea maximă de oxigen dizolvat pe care o are la dispoziție un organism acvatic. Pentru a defini limitele difuziunii ca proces de distribuție, să ne imaginăm un organism mic de formă sferică.

[25] Vezica înotătoare este un organ de a cărui funcție depinde în mare măsură reglarea reflexă a locomoției peștilor. Această funcție este asigurată datorită prezenței terminațiilor nervoase senzitive, care reacționează la modificările de presiune intravezicale. Însă, în afară de această funcție fundamentală, la o serie de pești s-a putut demonstra, în anumite condiții, participarea vezicii înotătoare și la actul respirației.

Datorită funcției respiratorii a vezicii înotătoare și a posibilității care reiese de aici de a se folosi oxigenul atmosferic, peștii pot suporta ușor condițiile nefavorabile de sărăcire a apei în oxigen (*n. ed. rom.*).

În cazul unui organism sferic, presupunînd că utilizează oxigenul cu rată constantă, astfel încît să mențină concentrația zero în centru,

$$C_0 = \frac{Ar^2}{6D},$$

unde C este concentrația oxigenului la suprafața sferei, exprimată în atmosfere, A este cantitatea pătrunsă prin respirație în mililitri/g/ /min, r este raza, iar D, coeficientul de difuzie pentru oxigen. Utilizînd constantele corespunzătoare și presupunînd o respirație normală de 1/600 ml O_2/g/min, concentrația externă necesară pentru satisfacerea nevoilor unui organism sferic cu raza de 1 cm ar fi de 25 atmosfere, ceea ce, evident, este de neconceput. Dacă însă raza ar fi de 1 mm, concentrația necesară ar fi de 0,25 atm, adică foarte aproape de valoarea reală în condiții bune. Concluzia este că în cazul animalelor aproximativ sferice, raza de 1 mm ar fi limita superioară care permite utilizarea difuziunii simple pentru nevoile respiratorii. Sfera este corpul geometric cu cea mai mică suprafață pentru un volum dat; orice abatere de la această formă va ameliora situația, astfel încît numeroase nevertebrate acvatice mici cu metabolism redus reușesc să-și satisfacă nevoile respiratorii exclusiv prin difuziune.

Trebuie să menționăm în acest context faptul că situația se poate îmbunătăți radical dacă soluția internă se află în mișcare în raport cu suprafața. Dacă distribuția internă se realizează prin convecție, gradientul de difuziune la nivelul suprafeței poate fi menținut aproape de valoarea sa maximă, iar schimburile se desfășoară cu mult mai rapid. Interpretarea matematică a acestui mecanism sugerează că raza limită pentru un animal sferic ar putea să crească de cca 10 ori. În realitate însă, nu există nici un fel de limită, datorită, în parte, faptului că rata metabolică scade pe măsură ce c resc dimensiunile organismului.

Și mai important însă este faptul că organismele și-au dezvoltat epitelii respiratorii speciale. Aceste structuri apar inițial sub forma unor simple expansiuni sau invaginări ale suprafeței corpului. Principala lor funcție este de a mări suprafața, iar structurile numite *branhii*, întîlnite la numeroase organisme acvatice, sînt adesea complicat ramificate sau penate. În cazurile mai simple, branhiile suplimentează doar schimburile respiratorii ce se desfășoară prin suprafața corpului, dar la numeroase artropode, ca și la pești, ele preiau în întregime funcția schimbului de gaze, deoarece restul suprafeței corpului are o permeabilitate mult redusă, pentru a se conforma cerințelor reglării echilibrului hidric. Branhiile sînt adeseori remarcabil de eficiente; în cazurile în care s-a putut măsura exact cantitatea de O_2 din apa care intră și din cea care iese din camerele branhiale, utilizarea oxigenului (cantitatea extrasă din apă, exprimată ca procentaj din cantitatea totală inițială) poate să treacă de 80%. Acest proces are o eficiență deosebită la pești, deoarece

curentul de apă care traversează branhiile are direcție opusă fluxului de sînge care străbate branhiile. În cazul acestui sistem de curenți opuși, saturația finală a sîngelui este determinată de tensiunea parțială a oxigenului din apa care intră în branhii și nu în cea care părăsește branhiile. La prima vedere, adaptările suprafețelor respiratorii în vederea schimburilor de oxigen și dioxid de carbon în aer par a constitui o problemă deosebit de dificilă. În realitate, organismul terestru are numeroase mijloace care facilitează schimbul gazos. În timp ce 1 ml O_2 se găsește în 200 ml de apă, aceeași cantitate de O_2 este furnizată de numai 5 ml de aer la nivelul mării. Mai mult, rata de difuziune a O_2 în aer este de 300 000 de ori mai mare decît în apă, ceea ce asigură amestecarea rapidă a aerului la exteriorul epiteliului absorbtiv. În sfîrșit, energia necesară pentru punerea în mișcare a unui gaz este mult mai mică decît cea necesară mișcării unui lichid, astfel încît mișcările respiratorii sînt mult mai economice.

Principala dificultate pe care o întîmpină activitatea suprafețelor respiratorii în aer este faptul că gradientul de difuziune a apei fiind orientat net spre exterior, aceste epitelii reprezintă principala cale de pierdere a apei. Tocmai pentru acest motiv, plămînii sînt structuri interne. Ei pot fi aprovizionați cu aer proaspăt, bogat în oxigen, prin difuziune (ca și în cazul „plămînilor" unor melci cu respirație aeriană, sau ca și în cazul unor crustacee), sau prin mișcări active de umplere, denumite mișcări de *ventilație*. Aceste mecanisme de reglare a ratei difuziei vor fi analizate într-o altă secțiune. Trăsăturile esențiale ale plămînilor nu sînt prea diferite de cele ale branhiilor: ei sînt expansiuni enorme ale unor suprafețe de schimb. La mamifere, schimbul gazos are loc într-o multitudine de mici „buzunare" numite *alveole*; acestea sînt de fapt, terminațiile unor tubuli (bronhiole), care, la rîndul lor, sînt ramificații ale bronhiilor. Suprafața totală disponibilă, în cazul plămînului uman a fost evaluată la aproape 200 m² și peste 2/3 din ea sînt acoperite de capilare. Deși oxigenul pătrunde în alveole în stare gazoasă, el trece în soluție într-o peliculă de lichid (lichidul alveolar ce căptușește epiteliul alveolar și astfel actul final al schimbului gazos se realizează *în soluție*. Așadar, branhiile și plămînii nu sînt fundamental diferite, ci una dintre aceste structuri este doar o inversare a celeilalte.

Schimburile nutritive. Deși absorbția moleculelor substanțelor nutritive din mediu poate implica la animale (cum se întîmplă la cele primitive) aceleași suprafețe cu cele destinate schimburilor de gaze respiratorii, problemele întîmpinate sînt totuși altele, deoarece moleculele absorbite sînt cu mult mai mari. Organismele heterotrofe se hrănesc adesea cu substanțe cu molecule mari (proteine, polizaharide, grăsimi), care pun la încercare capacitatea de absorbție a celulelor de la suprafață. La protiste și la unele metazoare inferioare, moleculele

sau particulele mari sînt absorbite prin înglobarea lor într-o porțiune a membranei celulare, care, ulterior, se desprinde spre interiorul celulei, ca un fel de „pachet" (fig. 6-2); acest tip de absorbție, care poate fi considerat ca o formă rafinată de ingestie de particule în vacuole, este numit *pinocitoză* și pare a avea o importanță biologică mult mai generală. La nevertebratele marine sesile, o mare parte a hranei poate fi utilizată prin absorbție activă a unor molecule mici, bogate în energie, din mediu; de exemplu, unele nevertebrate marine pot acumula, pe această cale, glucoză sau aminoacizi.

Plantele heterotrofe, cum sînt ciupercile, nu pot ingera molecule sau particule prea mari care nu pot străbate peretele lor celular. Aceste organisme nu folosesc totuși numai molecule organice mici, ci și produsele pe care le obțin prin scindarea materialelor din mediul înconjurător. Acest proces se realizează prin secreția unor enzime hidrolitice, capabile să scindeze o gamă largă de molecule mari, în monomeri organici, ca glucoza și aminoacizii.

La majoritatea animalelor însă, simpla absorbție a moleculelor din mediu nu este suficientă; de aceea, ele și-au dezvoltat mijloace active pentru descoperirea și capturarea altor organisme și pentru ingerarea lor într-un tract digestiv intern. Bineînțeles, „înglobarea" prezintă o serie de avantaje: ea pune în contact hrana și enzimele care o digeră și imobilizează efectiv prada care altfel ar putea scăpa. Aceste mijloace de nutriție au avut urmări profunde atît în comportamentul, cît și în anatomia animalelor, în ceea ce privește capturarea hranei, ca și prelucrarea mecanică, digestia și absorbția ei.

La celenterate și la viermii plați, tractul digestiv este un simplu buzunar înfundat, dar la toate formele superioare, el se prezintă sub forma unui tub continuu, deschis la ambele capete. El este diferențiat în lungime în mod caracteristic, ca o linie de montaj, cu funcții ce se manifestă secvențial și cu structuri corespunzătoare. La organisme foarte diferite, morfologia tractului digestiv prezintă trăsături comune. De exemplu, la toate aceste organisme, tractul digestiv prezintă suprafețe vaste realizate nu numai prin sporirea considerabilă a lungimii prin încolăciri caracteristice, ci și prin extinderea suprafeței echivalente a secțiunii transversale. Aceasta din urmă se dezvoltă prin cutări sau evaginări (vilozități).

Cel mai interesant aspect este faptul că procesele de schimb depind în toate cazurile de secrețiile enzimatice ale unor celule specializate din epiteliul respectiv, adică de activități glandulare. În afara proceselor speciale de pinocitoză și fagocitoză celulele nu încorporează, în general, proteine întregi, polizaharide, grăsimi sau acizi nucleici. Deoarece aceste molecule mari trebuie scindate în componentele lor de bază și apoi resintetizate în forma macromoleculelor specifice noului posesor,

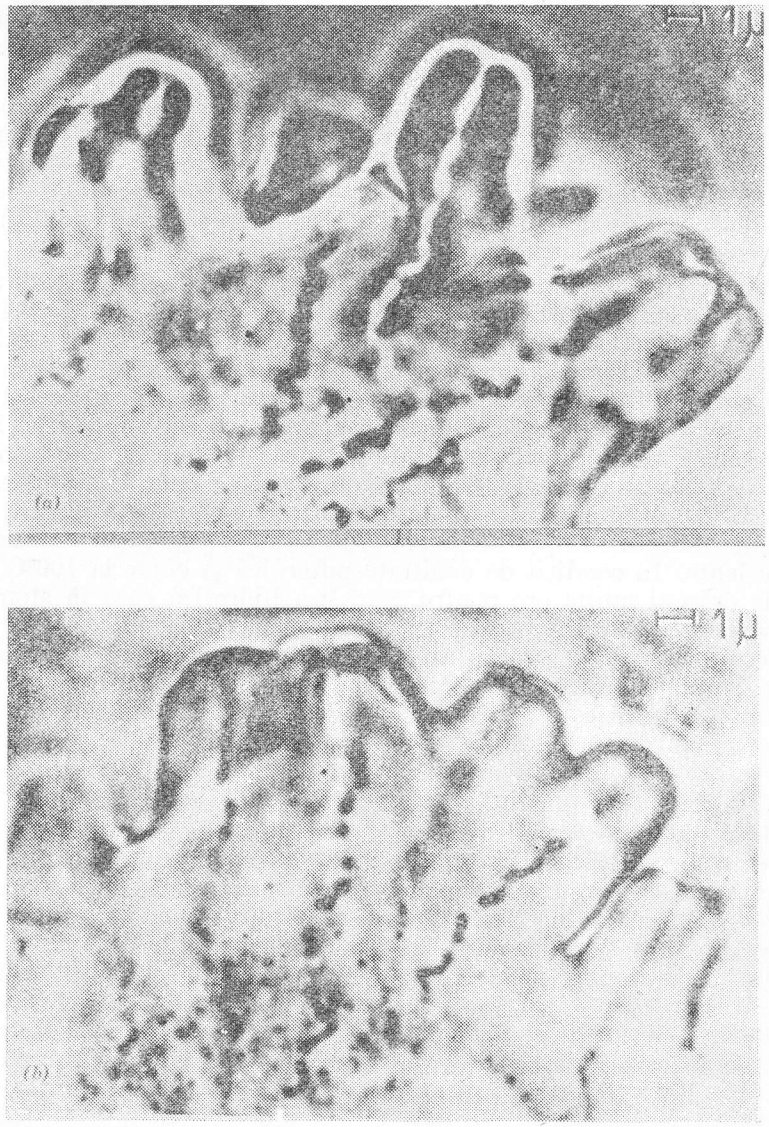


Fig. 6—2. Pinocitoza la *Amoeba proteus*; amibele au fost puse într-o soluție de albumină 1%; (*a*) și (*b*) sînt micrografii în contrast de fază efectuate la interval de 35 s. De notat că vacuolele din (*b*) s-au format în lungul canalelor de pinocitoză vizibile în (*a*) (fotomicrografii în contrast de fază de D.M. Prescott și H. Holter, Internat. Rev. Cytol., *8*, p. 48, 1959).

la majoritatea organismelor heterotrofe, digestia are loc *înaintea absorbției*. Spre deosebire de plantele heterotrofe și de microorganisme, la animale s-au dezvoltat celule specializate, adesea organizate în microsisteme secretorii, care produc și eliberează o gamă largă de enzime ce acționează asupra substanțelor nutritive din tractul digestiv (cap. 3, p.103). Acest lucru poate fi însoțit și de alte activități de secreție, ca de exemplu, a unor substanțe mucoase ce sînt adeseori necesare lubrifierii materialelor ce parcurg tractul digestiv sau a unui acid cu rol în reglarea *p*H-ului lichidelor digestive.

Activitatea biochimică fundamentală implicată în „digestia" tuturor moleculelor de substanțe nutritive este hidroliza. Legăturile chimice dintre aminoacizii unei proteine, dintre nucleotidele acizilor nucleici, dintre monozaharidele constituente ale polizaharidelor, sau dintre acizii grași și glicerol în cazul grăsimilor sînt scindate, prin reacții cu moleculele de apă. Acestea se descompun și ele și în timpul reacției la un fragment al moleculei digerate se adaugă un atom de hidrogen, iar la celălalt, o grupare hidroxil. Acest mecanism comun este ilustrat în fig. 6-3. Un astfel de proces biochimic poartă numele de *hidroliză*. Procesele de hidroliză se pot desfășura și necatalitic, dar în acest caz sînt foarte lente. În condiții de aciditate puternică și chiar la 100°C, este nevoie de mai multe ore pentru a realiza hidroliza care în stomacul uman se desfășoară în numai cîteva minute, în condiții slab acide și la temperatura normală a corpului. Rata infinit mai mare a digestiei biologice se datorează, bineînțeles, acțiunii catalizatorilor enzimatici. Enzimele hidrolitice, ca și cele implicate în oxidările și în reducerile celulare (vezi Stern și Nanney), sînt proteine. Enzimele digestive se deosebesc totuși de multe enzime de oxidoreducere, prin aceea că nu necesită coenzime sau grupări prostetice cu metale grele.

În cazul tractului digestiv al mamiferelor, singura activitate digestivă ce se desfășoară înainte ca hrana să ajungă în stomac are loc în cavitatea bucală, unde glandele salivare secretă un lichid lubrifiant și o *amilază* (denumirea generală a enzimelor ce digeră amidonul). Cea mai mare parte a amidonului fiert sau copt este scindată în unități dizaharidice, prin acțiunea acestei enzime, în timpul masticației și după aceasta. În stomac, șanțurile dintre cutele mucoasei gastrice sînt prevăzute cu celule secretorii de două tipuri: tipul principal produce pepsina care este o *protează*; celălalt tip (celulele parietale) secretă acid clorhidric, fapt remarcabil, deoarece concentrația de HCl în momentul cînd secreția părăsește celula parietală este de cel puțin 0,1 N (ceea ce corespunde la *p*H=1). Efectele nocive asupra celulei producătoare însăși sînt evitate prin faptul că secreția de acid are loc într-un canalicul ce străbate citoplasma celulei parietale; pereții canaliculelor, singurii aflați în contact cu acidul concentrat, sînt rezistenți la acid. Odată diluat prin amestecarea cu lichidele gastrice, HCl conferă conținutului

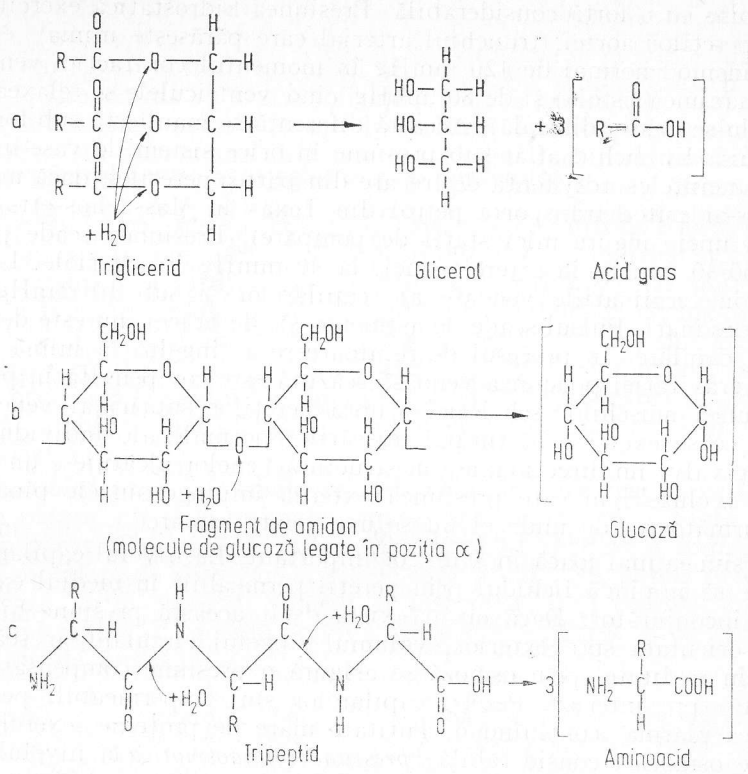


Fig. 6—3. Hidroliza enzimatică a grăsimilor, a hidraților de carbon și a proteinelor; săgețile indică legătura chimică la care se adaugă molecula de apă în procesul de hidroliză.

stomacal un *p*H puternic acid de 1,5—2,5, apropiat de valoarea optimă pentru activitatea pepsinei. Stomacul mai produce și *renină*, enzimă specifică pentru hidroliza unor proteine din lapte, și o *lipază*, enzimă implicată în digestia grăsimilor. Aceasta din urmă nu este probabil funcțională la mamiferele adulte. Structurile care au rolul de menținere a unui *p*H gastric scăzut indică faptul că stomacul este organizat în mod specific pentru hidroliza proteinelor de către pepsină.

Epiteliul intestinal conține și el mai multe tipuri de celule secretoare. Existența lor individuală este de scurtă durată; ele se formează în apropierea bazei unei vilozități cu activitate secretorie pentru o scurtă perioadă de timp, după care sînt îndepărtate pe la vîrful vilozității. Această succesiune de fenomene dă naștere unui fel de migrație

de celule epiteliale spre vîrful vilozității, pe măsură ce sînt înlocuite neîncetat de la bază. Ca produse ale glandelor intestinale au fost puse în evidență unele enzime active în hidroliza dizaharidelor, unele peptidaze (care acționează asupra lanțurilor scurte de aminoacizi eliberate din moleculele proteice), amilază și lipază. Pentru funcția hidrolitică sînt însă cu mult mai importante secrețiile enzimatice ale pancreasului. Această glandă mare, legată de tractul digestiv printr-un duct ce se deschide în duoden, se compune din două tipuri de țesut glandular. Unul dintre ele, ce alcătuiește insulele Langerhans, este implicat în producerea hormonilor numiți insulină și glucagon. Celălalt este reprezentat de mici formațiuni sferice alcătuite din celule tubulare scurte, ce se deschid într-un duct; aceste glande pluricelulare poartă numele de *acini*, dar ductele lor individuale dau naștere ductului pancreatic comun ce se deschide în duoden. Celulele acinare sînt responsabile de secreția proteazelor chemotripsina, tripsina și carboxipeptidaza, a lipazei, amilazei și a enzimelor implicate în hidroliza acizilor nucleici. Secreția pancreasului asigură, fără îndoială, cea mai mare parte a hidrolizei digestive.

Scurta inventariere a enzimelor și a locurilor în care ele sînt produse lasă multe întrebări fără răspuns. De ce trebuie să existe atît de multe enzime de același fel, de exemplu, proteaze? Răspunsul ar fi că proteinele sînt atît de diverse, încît par necesare mai multe puncte de atac. De exemplu, chemotripsina atacă extremitățile carboxilice ale peptidelor formate de aminoacizii tirozină, triptofan, fenilalanină și metionină; pe de altă parte, tripsina scindează legăturile din vecinătatea argininei sau a lizinei. Pepsina scindează legăturile ce implică aminoacizii care conțin gruparea fenil (tirozina și fenilalanina), dar la extremitatea lor aminică. Peptidazele, care hidrolizează, de asemenea, legături peptidice, nu pot atinge interiorul unei proteine cu lanț lung și, de aceea, acțiunea lor se limitează la peptidele cu lanț scurt rezultate din descompunerea proteinelor întregi prin acțiunea pepsinei, tripsinei și chemotripsinei. Și ele sînt împărțite în mod specific în tipuri ce atacă aminoacizii terminali și tipuri ce clivează legături din interiorul lanțului.

Prin ce mijloace sînt cruțate celulele ce produc enzime proteolitice de acțiunea propriilor lor secrеții? Într-adevăr, celulele care sintetizează proteaze nu se „sinucid": enzimele pe care ele le fabrică sînt produse în forme inactive (numite și zimogeni), care sînt activate ulterior pe diferite căi. Pepsina ia naștere din pepsinogenul inactiv atunci cînd acesta întîlnește mediul acid din cavitatea gastrică; există și un proces autocatalitic, prin care pepsina însăși poate activa pepsinogenul. Se pare că această activare implică îndepărtarea unui polipeptid de dimensiuni reduse (greutatea moleculară 4 000), care maschează centrul activ al enzimei. Tripsinogenul format în pancreas este activat de enzima numită *enterokinază*, produsă în intestinul subțire, iar chemotripsinogenul este activat de tripsină. Aceste sisteme previn eventualitatea distrugerii celulelor producătoare de către propriile lor produse de secreție.

Caracterul controlat și selectiv al schimburilor

În cele de mai sus am prezentat variatele mecanisme celulare destinate facilitării (sau împiedicării) schimburilor de materie și energie dintre organism și mediu. Organismele însă realizează cu mult mai mult decît niște simple bariere adaptate schimburilor cu mediul; în general, anumite regiuni speciale ale suprafeței corpului sînt specializate atît în controlul *ratei*, cît și în cel al *calității* schimburilor. Bariera dintre organism și mediu nu numai că permite desfășurarea schimburilor, dar adeseori controlează într-un mod rafinat calitatea și viteza circulației în ambele sensuri.

Controlul ratei. Sistemele schimburilor de gaze respiratorii sînt, atît la plante, cît și la animale, supuse unei reglări în privința ratei, care în general îmbracă forma unui control al extinderii contactului dintre suprafața de absorbție și gazele care circulă. Stomatele plantelor superioare, ca și sistemul traheal al insectelor, deși complet diferite ca origine și funcții, prezintă o organizare și mecanisme de control surprinzător de asemănătoare.

Stomatele reprezintă „porii" plantelor, prin care ies vaporii de apă și intră dioxidul de carbon. La majoritatea plantelor fiind limitate la fața inferioară a frunzelor, ele sînt responsabile de peste 90% din schimburile gazoase totale ale frunzei, a cărei suprafață este, după cum se știe, acoperită cu secrețiile ceroase ale celulelor epidermice. O stomată are formă eliptică și o lungime de numai cca 20μ. Ea reprezintă, de fapt, spațiul dintre 2 celule, denumite celule anexe. Acestea conțin clorofică și desfășoară fotosinteza, dar funcția lor principală constă în reglarea deschiderii stomatei, prin care se realizează comunicarea dintre atmosferă și interiorul spongios, încărcat cu gaze, al frunzei. Dacă se examinează la microscop celulele anexe imersate în soluții cu diferite presiuni osmotice, se poate observa că mărimea deschiderii depinde de turgescența celulelor anexe. De exemplu, în soluții zaharate, este de așteptat ca ele să se afle într-un gradient osmotic subnormal, orientat dinspre interior, pierzîndu-și astfel turgescența; în aceste condiții, deschiderea stomatei este redusă. Același efect poate fi produs prin privarea plantei de apă și ofilirea ei, sau prin înțeparea celulelor anexe. Arhitectura acestora este de așa natură, încît atunci cînd ele absorb apa și devin turgescente, pereții lor interni se curbează, deschi-

zînd stomata; cînd însă își pierd turgescența, pereții se destind unul către celălalt și închid stomata (fig. 6-4).

Schimburile la nivelul stomatelor au o dublă semnificație pentru plantă. Mai întîi, ele permit pătrunderea dioxidului de carbon în spațiile frunzei, punîndu-l la dispoziția procesului de fotosinteză ce are loc în celulele mezofilului. În al doilea rînd, ele permit ieșirea apei formate, prin procesul transpirației (p. 245). Ne-am putea aștepta, de aceea, ca stomatele să aibă o influență importantă asupra ratei absorbției apei la nivelul rădăcinilor. Ocazional s-ar putea naște „conflicte" între necesitatea păstrării apei și cea a obținerii CO_2 pentru fotosinteză; de aceea problema controlului exercitat de stomate este deosebit de complexă. În general, stomatele se deschid în timpul zilei și se închid noaptea.

Atît lumina cît și CO_2 pot interveni în controlul deschiderii stomatelor. Cînd este iluminată, frunza începe activ fotosinteza, care reduce concentrația CO_2 din spațiile lacunare și din interiorul celulelor. Celulele anexe, deși desfășoară fotosinteza la un nivel scăzut, își reduc probabil concentrația de CO_2 în primul rînd prin propria lor fotosinteză și mai puțin datorită scăderii concentrației de CO_2 din spațiul înconjurător. Se pare că scăderea cantității de CO_2 din celulele anexe, produsă ca urmare a iluminării, este cauza directă a creșterii

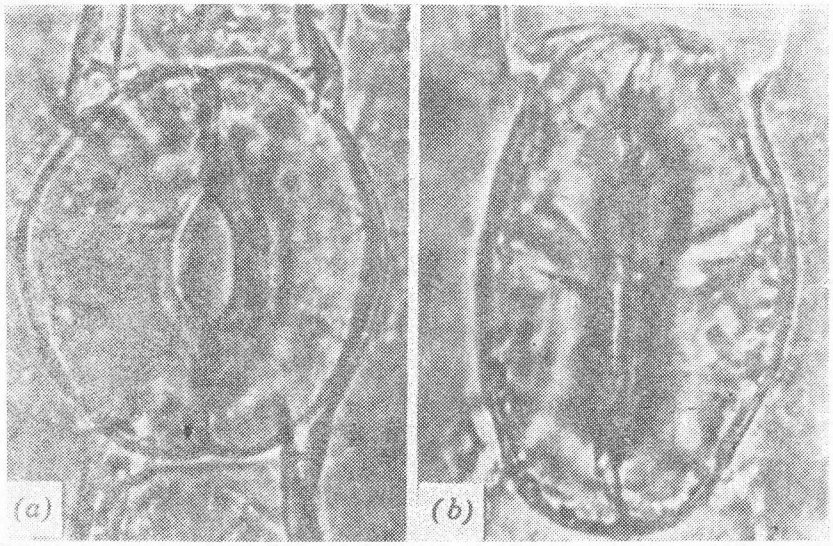


Fig. 6—4. Stomate într-o frunză de ceapă. *a*) Parțial deschise; Celulele anexe sînt turgescente. *b*) Închise (după M. Shaw, *New Phytologist*, *53*, p. 344, 1954).

turgescenței; s-a sugerat că formarea zaharurilor prin accelerarea fotosintezei ar fi responsabilă de creșterea presiunii osmotice, dar stomatele se deschid mult prea repede pentru ca această explicație să poată fi admisă. În același sens pledează și faptul că efectul se produce și în urma reducerii experimentale a CO_2 în interiorul frunzei. Din păcate, mecanismul prin care CO_2 reglează turgescența celulelor anexe nu e complet cunoscut.

Rezultatul acțiunii acestor mecanisme este acela că, în timpul zilei, nevoia de CO_2 pentru fotosinteză este satisfăcută prin difuziunea liberă posibilă prin stomatele deschise. Pe de altă parte, în timpul nopții, pierderile de apă sînt limitate prin închiderea stomatelor. În zilele extrem de călduroase, încălzirea frunzelor prin radiații, ca și condițiile favorabile evaporării, poate pune la grea încercare echilibrul hidric al plantei. În aceste împrejurări, stomatele acționează ca mecanisme de prim ajutor extrem de utile. Cînd pierderea de apă devine destul de gravă, planta începînd să se ofilească, celulele stomatei au și ele o turgescență destul de scăzută, încît stomatele se închid, limitînd pierderile ulterioare de apă.

Sistemul traheal al insectelor reprezintă căi de comunicare similare, pentru gaze, dar în acest caz, oxigenul este cel care intră, iar dioxidul de carbon cel care părăsește organismul. Deschiderea valvei este reglată de un inel muscular[26]. Și în cazul sistemului traheal, pierderea vaporilor de apă este un factor critic, deoarece insectele terestre trebuie să păstreze apa. Deși contracția mușchilor traheelor este controlată în primul rînd pe cale nervoasă, mai există în plus un control ce prezintă o asemănare surprinzătoare cu controlul deschiderii stomatelor. Astfel, traheele pot răspunde nemijlocit la modificările presiunii parțiale a dioxidului de carbon din sistemul de căi aeriene din interiorul organismului. La majoritatea insectelor, traheele sînt închise în cea mai mare parte a timpului (pentru păstrarea apei), printr-un flux constant de impulsuri nervoase. Dacă însă concentrația internă a CO_2 crește prea mult, ea determină relaxarea mușchilor, contracarînd astfel mecanismul care tinde, în mod normal, să-i mențină în contracție.

Controlul ratei în alte sisteme respiratorii. În cazul plămînilor mamiferelor, rata schimburilor respiratorii este reglată de frecvența cu care plămînii se umplu și se golesc. Volumul plămînului este controlat de starea funcțională a mușchilor intercostali și a diafragmei; con-

[26] Cele mai multe insecte se caracterizează printr-un sistem respirator extrem de specializat, denumit sistem traheal, caracterizat din punct de vedere morfofiziologic prin faptul că datorită rețelei extrem de complexe a ramurilor traheale care brăzdează tot corpul are loc o aprovizionare directă cu oxigen a țesuturilor și celulelor fără dispozitive auxiliare speciale (*n. ed. rom.*).

tracția celor dintîi ridică coastele, iar contracția diafragmei trage baza cavității toracice în jos. Plămînii se umflă pasiv urmînd modificările de volum ale cavității toracice. În respirația normală, expirația este în esență un proces pasiv, de repaus, pe cînd inspirația implică contracția activă a mușchilor menționați mai sus. La fiecare respirație normală, numai aproximativ o zecime din aerul aflat în plămîni este primenit.

Atît frecvența respirației (proces aflat numai parțial sub control volițional), cît și profunzimea ei sînt reglate de necesitățile metabolice ale țesuturilor, într-un mod foarte interesant[27].

Problema critică legată de acest mecanism de control constă în posibilitatea ca el să fie declanșat fie de o scădere a concentrației de oxigen, fie de o creștere a concentrației dioxidului de carbon din sînge. Problema a fost pentru prima dată studiată cu succes de englezul J.S. Haldane, prin unele experiențe simple, dar extrem de ingenioase, al căror subiect a fost autorul însuși: majoritatea acestor experiențe au constat în inspirarea unor amestecuri de gaze. O creștere de numai 0,25% a concentrației dioxidului de carbon din alveole este suficientă pentru a intensifica respirația cu 100%, în timp ce modificări destul de mari ale proporției de oxigen au efect redus. Mai mult, se știe că ne putem ține respirația cu atît mai mult, cu cît am expirat voluntar mai profund înainte, ceea ce a eliminat o mare parte a CO_2 din aerul rezidual din plămîni, fără a modifica prea mult concentrația O_2. Asemenea experiențe au arătat că accelerarea respirației este declanșată în primul

[27] Reglarea ventilației pulmonare (a mișcărilor respiratorii și a celorlalte componente ale procesului respirației) se realizează de către un sistem complex neuroumoral, care implică existența unor centri respiratori, a unor căi aferente și eferente.

În esență, mișcările respiratorii sînt reglate pe cale reflexă. Principalii centri ai reflexelor respiratorii se găsesc în trunchiul cerebral: în porțiunea bulbară — *un centru inspirator* și un *centru expirator*, iar în puntea lui Varoli — *un centru regulator* al acestor doi centri din bulb (pneumotaxic).

La centrii respiratori din trunchiul cerebral pot ajunge impulsuri pe diferite căi și în primul rînd pe cea a nervului vag. Aceasta este principala cale aferentă. De la acești centri, impulsurile nervoase se propagă la centrii motori din măduva spinării (cervicală și dorsală), în care își au originea *nervii frenici*, prin care este inervată diafragma, și *nervii intercostali*, care merg la mușchii respectivi.

Cercetări recente au dus la importanta descoperire că: în centrii respiratori pot lua naștere *impulsuri* ritmice, în mod automat, asigurîndu-se astfel o alternanță regulată a mișcărilor respiratorii, comparabilă cu cea a bătăilor inimii. Această activitate însă poate fi profund influențată atît prin impulsurile care iau naștere la nivelul plămînilor și al căilor respiratorii — impulsuri care se propagă pe calea nervului vag — cît și prin alte diferite impulsuri venind de la alți centri nervoși, inclusiv de la scoarța emisferelor cerebrale, în care, de asemenea, au fost descoperiți centri respiratori.

Pe lîngă aceasta, activitatea centrilor respiratori mai poate fi influențată în mod considerabil și pe cale sanguină, prin mărirea conținutului mediului intern în dioxid de carbon, prin creșterea concentrației ionilor de hidrogen, prin intervenția unui hormon respirator (centropneină) și prin alți factori (*n. ed. rom.*).

rînd de către concentrațiile ridicate de dioxid de carbon, și nu de scăderea concentrației de oxigen. Mai recent s-a demonstrat că și scăderea concentrației de oxigen poate determina intensificarea respirației, dar acest efect nu este un răspuns direct al centrilor nervoși ai trunchiului cerebral, ci al unor receptori chimici din sistemul arterial, care recunosc scăderea concentrației de oxigen și trimit impulsuri nervoase la centrul respirator.

În alte sisteme respiratorii, controlul ratei se realizează printr-o gamă foarte largă de mecanisme. Animalele acvatice cu branhii posedă adeseori mijloace de a modifica viteza cu care apa scaldă branhiile; cu cît această viteză este mai mare, cu atît este mai mică probabilitatea ca suprafața de schimb să fie confruntată cu un mediu parțial epuizat în oxigen, sau saturat parțial cu dioxid de carbon. La unele crustacee, o garnitură specială de apendice întreține curenți de apă în camerele branhiale, iar la mulți pești, operculele care acoperă branhiile sînt prevăzute cu mușchi care permit pomparea apei în camerele branhiale. La alți pești, de exemplu la scrumbie, acești mușchi nu există și de aceea producerea curenților de apă la suprafața branhiilor se datorește faptului că peștele înoată tot timpul cu gura deschisă. Se pare că acest mod ciudat de a produce curenții prezintă un avantaj special. Scrumbia se hrănește filtrînd organisme mici din apă și fiind oricum obligată să înoate repede și cu gura deschisă, nevoile respiratorii sînt satisfăcute odată cu cele alimentare.

Orice proces de transfer printr-o suprafață depinde de existența unui gradient, adică de o diferență între cantitățile de elemente aflate de o parte și de alta a suprafeței. Mecanismele de control pe care le-am prezentat pînă acum sînt legate toate de cantitatea în care se află un element la *exterior*; cu alte cuvinte, de rata cu care elementul poate fi adus la suprafața externă a suprafeței respective. Asemenea sisteme nu sînt însă eficiente dacă, atunci cînd schimbul s-a produs, materialul transferat (sau energia) se acumulează pe partea interioară a suprafeței. Gradientul care tinde să producă acumularea elementului transferat spre interior ar fi de îndată anulat și schimburile ulterioare nu ar mai avea loc. Astfel, operativitatea schimburilor depinde în foarte mare măsură de eficiența distribuirii de către sistemele de transport intern ale produselor acumulate.

Există nenumărate exemple care ilustrează acest principiu; multe din ele se încadrează mai bine în secțiunea următoare care tratează despre sistemele de transport. În general, se poate constata că suprafețele de schimb sînt prevăzute din plin cu sisteme de transport; aportul de sînge în branhii și plămîni, sau în piele, ca și elementele de conducere ale rădăcinilor plantelor sînt exemple în acest sens. În sistemele circulatorii ale animalelor, în special, sistemele de control ale transportului

interior și sistemele de schimb sînt strîns legate. În respirația mamiferelor, intensificarea reflexelor respiratorii este însoțită de stimularea inimii, pentru ca organismul să facă față sporirii schimburilor de gaze. Totodată, una din cele mai importante modalități de control al schimburilor termice la animalele homeoterme este tocmai reglarea activității sistemului de transport care, și în acest caz, este tot sistemul sanguin. Mușchii netezi din pereții arteriolelor pot controla diametrul acestor vase, reglînd astfel cantitatea de sînge care poate circula într-o anumită zonă a pielii. De obicei, fluxul sanguin în piele este reglat astfel devenind mai puternic atunci cînd este necesar un schimb caloric mai intens cu mediul (ca, de exemplu, în timpul eforturilor fizice, în care se produce o mare cantitate de căldură)[28].

Controlul comportamental. În anumite împrejurări, aparatul care controlează schimburile nu mai poate face față sarcinilor ce-i revin. Pentru asemenea situații, numeroase organisme dispun de soluții comportamentale. De exemplu, mamiferele mici prezintă rate metabolice atît de ridicate (p. 213), încît sistemele lor de pierdere a căldurii ar fi supuse la grea încercare în condiții de căldură excesivă. Majoritatea mamiferelor mici sînt însă fie nocturne, fie locuiesc în vizuini și sînt, în felul acesta, protejate de temperaturile foarte ridicate. Reptilele nu-și reglează temperatura corpului pe cale metabolică, dar sînt foarte „grijulii" să ocupe locuri însorite sau umbrite în diferite momente ale zilei, reușind astfel să exercite un control remarcabil asupra propriei lor temperaturi. O problemă asemănătoare se pune în fața animalelor homeoterme, la care unele stadii din dezvoltare nu sînt capabile de termoreglare. Majoritatea păsărilor trebuie să-și clocească ouăle și să-și protejeze sub aripi puii tineri, deoarece aceștia nu sînt înzestrați cu mecanisme metabolice adecvate. Acest control comportamental este și mai perfecționat în cazul unor păsări din Noua Guinee, care nu-și clocesc ele însele ouăle, ci construiesc cuiburi din resturi vegetale, în interiorul cărora își depun ouăle. În interiorul acestor cuiburi, bacteriile și ciu-

[28] Reglarea fluxului sanguin prin piele. Patul vascular al pielii — pe lîngă faptul că asigură satisfacerea necesităților metabolice ale țesuturilor sale — joacă un rol important în reglarea temperaturii corpului.

Dintre mecanismele chimice locale care mențin fluxul sanguin în concordanță cu nevoile metabolice ale pielii, acțiunea metaboliților formați local asupra peretelui arteriolar este cea mai simplă, deoarece reprezintă un factor cu influență independentă, adică dilatația produsă de metaboliți nu depinde de integritatea conexiunilor nervoase. Ilustrarea cea mai evidentă a acțiunii metaboliților locali este *hiperemia* reactivă. Dacă, de exemplu, fluxul sanguin spre brat este împiedicat, arteriolele se dilată gradat. Ca rezultat al acestui fapt, cînd se dă din nou drumul circulației sanguine, pielea se înroșește și se încălzește, începînd să pulseze.

Fluxul sanguin prin piele este de asemenea reglat local, prin intermediul reflexelor axonice: fibra aferentă de la receptorul din piele trimite o colaterală spre vasul sanguin; activarea acestei fibre colaterale provoacă dilatația arteriolelor care sînt cauza petelor roșii (*n. ed. rom.*).

percile fermentative, acționînd asupra materiilor organice, ridică enorm temperatura; părinții controlează procesul incubației, descoperind și reîngropînd sistematic ouăle zilnic și menținînd astfel temperatura constantă, cu abateri de maximum 1°C.

În fine, trebuie să menționăm faptul că echivalentul controlului comportamental al schimburilor este reprezentat la plante de sensibilitatea aparatului de creștere la influențele exercitate de mediul înconjurător. Cel mai familiar exemplu în acest sens este creșterea fototropă a vîrfului tulpinii (p. 272), care plasează părțile fotosintetizatoare ale plantei într-o poziție propice absorbției energiei luminoase.

Controlul calității schimburilor. Controlul ratei schimburilor se poate realiza prin mecanisme care permit accesul materialelor la suprafața de schimb numai ocazional, prin modificarea vitezei transportului intern, sau prin modificări comportamentale în relațiile organismului cu mediul. Alteori însă organismul este confruntat cu acțiunea unei serii de elemente ale mediului, dintre care unele trebuie să traverseze suprafața de schimb, iar altele nu. Problema, în acest caz, este mai puțin legată de controlul ratei, cît de controlul *calității*: suprafața de schimb trebuie să exercite o selectivitate față de elementele care intră și față de cele care ies.

Această problemă a schimburilor selective nu este nicăieri mai stringentă decît în cazul raporturilor organismelor cu apa. Multe din organismele animale trăiesc în apă, iar cele care trăiesc pe uscat trebuie să-și păstreze apa, de obicei prin reglarea riguroasă a pierderilor în acest lichid. Importanța apei pentru organism decurge din faptul că în celulele acestora, ca și în spațiile intercelulare, se găsesc soluții apoase. Apa este importantă nu atît în sine, cît prin ceea ce conține: cele mai multe fenomene biochimice au loc în soluție apoasă. De aceea, schimburile de apă înseamnă, în fapt, schimburile tuturor elementelor dizolvate în ea, adică, numeroși ioni, molecule mici importante în nutriție, produși de catabolism și așa mai departe. Față de această multitudine de materiale, barierele organismului trebuie să exercite un control selectiv, păstrîndu-le pe unele, eliminîndu-le pe altele, absorbind activ pe unele din mediu și interzicînd activ accesul altora spre interior. Așa cum circulă aceste substanțe dizolvate, așa circulă și apa, deoarece la nivelul tuturor membranelor biologice (printre care și membranele celulare care reprezintă suprafețe de schimb) sînt active *forțele osmotice*, mișcarea moleculelor de apă prin aceste membrane avînd loc în direcția concentrației mai mari a acelor substanțe solvite pentru care membrana este mai puțin permeabilă decît pentru apă. Pentru organism, reglarea precisă a circulației apei și a materialelor dizolvate are o importanță uriașă. De ea depinde starea fiziologică normală a fiecărei celule în parte, orice structură biologică aflîndu-se într-un echilibru dinamic cu mediul, care la animale este lichidul intercelular.

Mecanisme la nivel celular. Mecanismul fundamental care stă la baza reglării selective a absorbției este comun multor tipuri de celule, dar are o dezvoltare specială în cazul acelora care sînt implicate în procesele de schimb. El prezintă, de fapt, două aspecte: în primul rînd, membranele celulare manifestă o „permeabilitate selectivă", adică sînt mult mai ușor străbătute de unele molecule decît de altele. Toate membranele sînt foarte permeabile pentru apă, dar prezintă diferențe marcate în privința permeabilității pentru ioni și molecule mici. Nu dispunem în toate cazurile de explicații pentru aceste diferențe. Uneori, ele pot fi interpretate pe baza dimensiunilor moleculare, ca și cum membrana ar avea „pori" prin care pot trece moleculele mici, dar nu și cele mari; alteori solubilitatea diferențiată a unei anumite molecule în apa sau în lipidele ce formează cea mai mare parte a membranei celulare pare a fi responsabilă de permeabilitatea selectivă cel mai adesea, aceasta este prima explicație disponibilă. Un al doilea factor, de importanță încă și mai mare în absorbția selectivă, este transportul „activ". Prin transport activ înțelegem un proces prin care celulele învinge legile difuziunii. În general, trecerea moleculelor printr-o membrană permeabilă se produce dinspre partea cu concentrație mare înspre cea cu concentrație mică; cu alte cuvinte, moleculele se deplasează de-a lungul unui gradient de difuziune. Multe celule însă pot acumula sau pot interzice accesul în interiorul unor ioni sau molecule, împotriva unor gradiente de concentrație de 20:1 sau chiar mai mari. Bineînțeles, menținerea unui gradient de concentrație atît de mare necesită energie, de unde caracterul activ al acestui tip de transport. Deși nu se cunosc detaliile fiecărui caz de transport activ, merită să prezentăm una din ipoteze, pentru a risipi misterul ce pare a învălui acest proces. Să presupunem că o celulă menține o concentrație internă relativ scăzută de ioni de sodiu (Na^+), ceea ce, de altfel, se și întîmplă în cazul multor tipuri de celule. Acest lucru se realizează prin sinteza înăuntrul celulei a unei molecule, X, care se combină reversibil cu sodiul și care astfel combinată străbate membrana mai ușor decît necombinată, sau decît ionii Na^+ liberi. Atîta timp cît celula sintetizează substanța X, se va menține un gradient de difuziune pentru Na^+X orientat spre exterior, iar celula va pierde sodiu, chiar dacă sodiul liber ar fi de 10 ori mai concentrat la exterior decît la interior. Pentru ca procesul să fie continuu, ar trebui să existe posibilitatea distrugerii substanței X în exteriorul celulei și se poate imagina o explicație posibilă pentru aceasta. Cheltuiala de energie pe care ar trebui să o facă celula pentru realizarea acestui transport activ ipotetic este reprezentată de cheltuiala necesară sintetizării substanței X.

Absorbția ionilor de către rădăcinile plantelor. În afara schimburilor de gaze respiratorii și vapori de apă la nivelul frunzelor, plantele vasculare terestre depind de relațiile sistemului lor radicular cu solul, în privința tuturor schimburilor cu mediul înconjurător. Rădăcinile reprezintă singura cale pentru pătrunderea apei și a elementelor nutritive dizolvate, necesare pentru desfășurarea a numeroase procese celulare.

Absorbția la nivelul rădăcinilor este un proces la care participă numeroase celule epidermice, pe care le-am descris din punctul de vedere al dezvoltării anatomice (p.151). Sistemul radicular al unei plante superioare reprezintă în totalitatea sa o suprafață enormă din care peste 90% se datorează perișorilor radiculari, care sînt proiecții ale celulelor epidermice dintr-o regiune aflată în vecinătatea zonei de creștere. Aceste mici expansiuni sînt în contact direct cu apa din matricea solului; împreună cu vîrful de creștere al rădăcinii, ele îndeplinesc funcția de absorbție a apei și a ionilor minerali. Pe măsură ce rădăcina crește, zona perișorilor absorbanți avansează progresiv în regiuni noi ale solului, încă neepuizate în elemente nutritive.

Celulele epidermice ale rădăcinii realizează anumite forme interesante de transport activ. În general, ele sînt capabile să acumuleze ionii de potasiu (K^+) în măsură considerabilă; în plus, ele *exclud* activ sodiul (Na^+) împotriva unui gradient de concentrație care, în mod normal, ar forța pătrunderea Na^+ în celule. La anumite plante se acumulează activ și alți ioni, iar halofitele (plante ce trăiesc în medii cu concentrații ridicate de sare) par să acumuleze și sodiu pe lîngă potasiu. Selectivitatea se poate observa și în privința absorbției ionilor negativi.

Acumularea activă și selectivă a unor anumiți ioni este importantă în economia plantei în două privințe. În primul rînd, anumite elemente minerale sînt necesare ca participanți specifici în reacțiile celulare, iar mecanismele de absorbție selectivă servesc tocmai satisfacerii acestei necesități. În al doilea rînd, fapt de importanță probabil și mai mare, planta trebuie să concentreze apă din mediul înconjurător și să o pună la dispoziția celulelor, atît pentru a menține echilibrul hidric al citoplasmei acestora, cît și pentru utilizarea ei în fotosinteză. Majoritatea celulelor nu pot transporta activ apa, în primul rînd din cauză că membranele lor celulare sînt mult prea permeabile pentru apă (vacuolele contractile ar putea constitui o excepție). De aceea, apa se deplasează prin mijloace indirecte, dintre care cel mai eficient are la bază crearea unui gradient osmotic în celulă, prin concentrarea substanțelor dizolvate în apă. Celulele epidermice ale rădăcinii realizează exact acest proces. Acumularea activă a ionilor creează o concentrație mai mare a substanțelor dizolvate în interiorul celulelor. De aceea, apa pătrunde în celule datorită diferenței de presiune asimetrică creată prin acumularea substanțelor dizolvate.

Bineînțeles, în continuare, deplasarea apei și a ionilor pe care ea îi conține implică participarea altor celule; în cele din urmă, apa trebuie transportată în xilem (p.245), pentru a intra în circulația ascendentă. Să ne reamintim (cap. 5) că dispoziția xilemului și a floemului în rădăcină diferă de cea din tulpină, și anume elementele xilemului sînt dispuse în cruce, brațele crucii extinzîndu-se spre periferia rădăcinii și oferind astfel acces direct apei ce pătrunde prin celulele epidermice. Pentru a ajunge în xilem, apa trebuie să străbată mai multe celule, ceea ce se realizează printr-o serie de legături osmotice între celulele unui strat din structura rădăcinii și cele din straturile adiacente.

Să facem o scurtă paranteză pentru a explica această serie de mișcări osmotice. În fiziologia animală este bine cunoscut faptul că forțele osmotice cauzează modificări ale *volumului* celular care în condiții nefiziologice pot duce la ruperea membranelor celulare; de aceea, raporturile osmotice dintre celulele animale și fluidele care le înconjură cșînt, de obicei, riguros controlate. Ca urmare a existenței pereților celulozici ce înconjură celulele vegetale penetrația osmotică a apei are loc în condițiile menținerii unui volum constant, ceea ce dă naștere unei modificări a presiunii hidrostatice. De aceea, nu este deloc surprinzător faptul că o celulă vegetală expusă în mod corespunzător apei din xilem, sau celei din mediul înconjurător, manifestă o presiune internă pozitivă de peste 7 kg/cm^2. Această presiune hidrostatică pozitivă este necesară pentru a contrabalansa tendința apei de a pătrunde în celulă; astfel, celulele vegetale sînt, în general, turgescente atunci cînd se află în echilibru osmotic. Faptul este de importanță majoră pentru asigurarea rigidității mecanice a părților nelemnoase ale plantelor, cum sînt frunzele și tulpinile tinere, dar și pentru circulația apei. Pe măsură ce celulele pierd apă, prin evaporare sau pe alte căi, ele devin mai puțin turgescente; forței osmotice ce împinge apa spre interior i se opune o presiune hidrostatică mai mică și astfel apa este absorbită. Scăderea presiunii în xilem, cauzată de evaporarea la nivelul frunzelor, poate determina apa să pătrundă în xilemul rădăcinii din celulele învecinate; la rîndul său, reducerea turgescenței acestor celule atrage apa din celulele epidermice de la periferie, ceea ce, în cele din urmă, facilitează penetrația osmotică a apei din sol. Din acest moment, circulația apei devine o problemă de transport intern și o vom discuta în secțiunea următoare.

Ca și plantele, animalele trebuie să regleze volumul și compoziția internă a fluidelor corpului lor. La numeroase animale de apă aceste funcții sînt îndeplinite de aceleași suprafețe de schimb care sînt specializate și pentru transferul gazelor respiratorii între organism și mediul acvatic. În cazul cel mai simplu este implicată întreaga suprafață a corpului; adeseori este vorba de epiteliul branhial. La majoritatea nevertebratelor marine, schimburile de apă cu mediul înconjurător

sînt limitate, iar presiunea osmotică internă se menține apropiată de cea a apei de mare. Totuși, adeseori ele încorporează activ anumiți ioni (de exemplu, potasiu) și pot elimina alți ioni (de exemplu, sulfat, magneziu), astfel încît că mențină concentrația lor la valori de cîteva ori mai mici decît cea din apa de mare.

Rinichiul. Există o mare diversitate de sisteme celulare ce deservesc necesitățile echilibrului hidric. Acestea pot apărea ca niște tuburi, adesea prevăzute cu cili, ce pun în legătură cavitatea corpului cu mediul extern; în general, aceste canale funcționează în eliminarea apei, dar adeseori nu realizează pur și simplu numai o pierdere de apă. Ele sînt frecvent sinuoase și complicate, permițînd reabsorbția unor componente și secreția altora în fluidul care circulă prin ele. Existența lor permite organismului să exercite un control strict asupra concentrației lichidelor corpului, după cum substanțele secretate sînt mai concentrate sau mai puțin concentrate în organism decît în exterior.

Cele mai complexe structuri de acest tip sînt rinichii vertebratelor. Sîntem înclinați să considerăm rinichii ca funcționînd în primul rînd în eliminarea resturilor metabolice; nimic nu poate fi mai greșit decît această concepție. Rinichiul a apărut ca organ al echilibrului hidric și aceasta este funcția sa de bază. Deșeurile metabolice folosesc, bineînțeles, și ele aceeași cale de eliminare, dar aceasta nu este decît o funcție colaterală — de imensă importanță — a rinichiului.

Cel mai interesant aspect al funcției rinichiului este modul complex și eficient în care acest organ valorifică organizarea pluricelulară. Spre deosebire de transportul relativ independent practicat de celulele epidermice ale rădăcinii plantelor sau ale epiteliului branhial al animalelor avcatice, rinichiul manifestă anumite interacțiuni celulare deosebit de complexe pentru realizarea reglajului ionic.

Principala sarcină a rinichiului este reglarea compoziției și a volumului sîngelui, care, la rîndul său, determină volumul și compoziția lichidului extracelular și ale celulelor pe care le scaldă. Cea mai importantă deosebire dintre funcționarea rinichiului și cea a sistemelor primitive constă în faptul că rinichiul prelucrează foarte frecvent întreaga cantitate de lichid circulant, cu alte cuvinte, eficacitatea reglajului pe care îl exercită rinichiul se datorează faptului că el acționează practic asupra întregii mase de lichid circulant a organismului, pornind „de la zero", la intervale scurte de timp.

Rinichiul este un organ voluminos, alcătuit (la om) din aproximativ un milion de unități structural-funcționale similare, denumite *nefroni;* nefronul (fig. 6-5) este format din mai multe segmen-

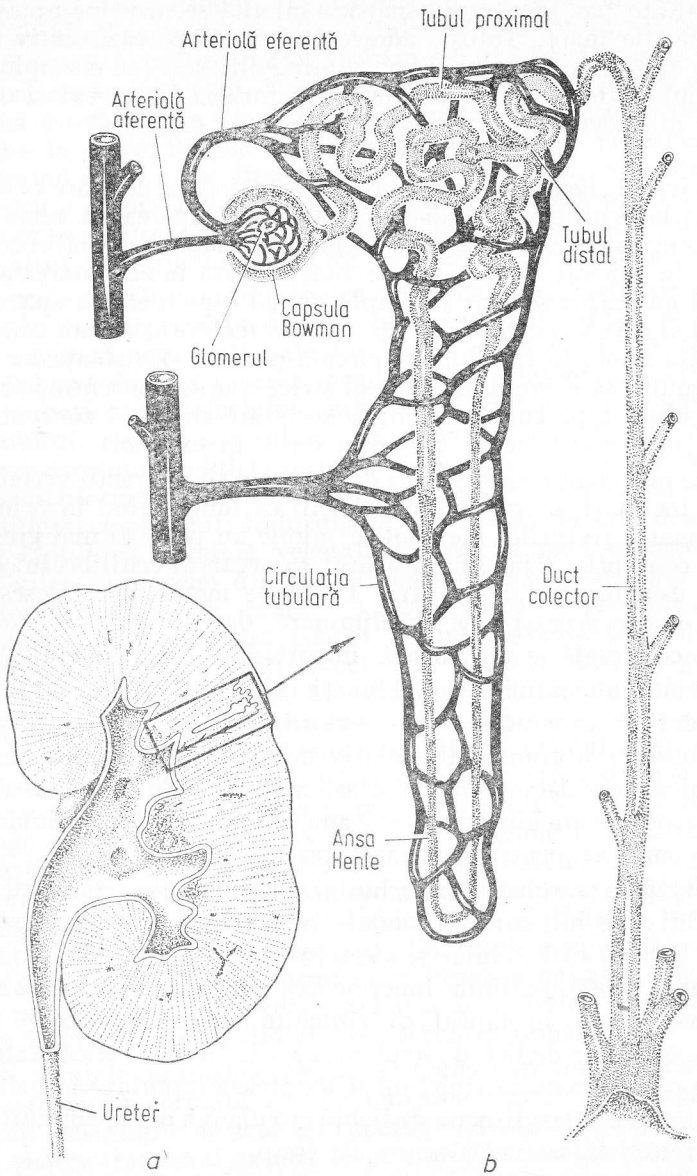


Fig. 6—5. Structura rinichiului la mamifere. *a*) Secțiune prin rinichiul întreg; un nefron este reprezentat în negru. *b*) Imagine mărită a nefronului (după H.W. Smith, Scientific American, 188, p. 40, 1953).

te[29]. Nefronii sînt astfel asociați între ei încît capsulele și tubulii sinuoși corespunzători sînt localizați în partea externă a rinichiului *(cortex)*, iar segmentele drepte ale nefronilor și conductele colectoare, în stratul intern *(partea medulară)*.

Rinichiul, ca întreg, beneficiază de un aport sanguin extrem de bogat, prin intermediul arterei renale. Subdiviziuni ale acesteia, numite *arteriole aferente*, pătrund în fiecare capsulă a nefronului, unde formează un ghem de capilare neanastomozate, numit *glomerul*. Capilarele se reunesc într-o *arteriolă eferentă*, care părăsește capsula. În continuare, arteriola eferentă se capilarizează din nou în jurul tubilor contorți proximal și distal și al ansei Henle, după care urmează rețeaua venoasă. O dublă capilarizare pe traiectul unei artere formează o rețea admirabilă[30].

Știm, deci, că sîngele intră și iese din rinichi și că în rinichi se formează urina. Concentrația urinii variază de la o specie de vertebrat la alta și pare să fie strict dependentă de cantitatea de apă ce trebuie conservată, în diferite condiții de mediu. Pe de altă parte, se știe că urina diferă de celelalte lichide ale corpului, conținînd unele substanțe dizolvate în cantități mai mari și altele în cantități mai mici. Aceste fapte se cunosc de mult. În prezent sîntem în măsură să răspundem la unele probleme mai complexe referitoare la funcția rinichiului. Vom discuta mai detaliat aceste aspecte, deoarece rinichiul este un minunat exemplu pentru expunerea metodelor fiziologiei experimentale și a caracteristicilor pe care le prezintă un organ de reglare a schimburilor selective dintre organism și mediu. Poate mai bine decît în orice alt sistem, în cazul rinichiului se evidențiază contribuția a două tipuri de abordare de studiu: în primul rînd, aplicarea unor metode de analiză speciale și ingenioase și, în al doilea rînd, aplicarea principiilor fiziologiei comparate, care utilizează situațiile naturale prezentate de animale al căror mediu de viață impune ca ele să aibă anumite exigențe, și deci adaptări fiziologice oarecum speciale. Funcționarea rinichiului a fost

[29] În constituirea nefronului intră o capsulă în care se află un ghem de capilare sanguine, arteriole (glomerul); un tub spiral (sau conturnat) proximal, format dintr-un epiteliu unistratificat, ale cărui celule au la polul apical un platou în formă de perie; o ansă (Henle) în formă de U, cu ramura descendentă, mai subțire decît cea ascendentă; un tub spiral (conturnat) distal, care se deschide într-un tub colector comun mai multor nefroni. Tubii colectori se continuă cu calicele renale (mici și mari) care prin unirea lor formează pelvisul renal. Acesta este un conduct lung de 30 cm care se întinde de la pelvisul renal la vezica urinară, organ de depozitare și eliminare a urinii (*n. ed. rom.*).

[30] De asemenea, important este faptul că la locul de intrare și ieșire a vaselor aferent și eferent din corpuscul, în peretele acestora se află niște celule cu caracter neurosecretor, care pot fi excitate de modificările presiunii sîngelui ori ale compoziției lui și care sînt capabile să secrete o substanță numită *renină*, cu rol important în reglarea funcției excretoare renale. Totalitatea acestor celule neurosecretoare formează *aparatul juxtaglomerular* (*n. ed. rom.*).

astfel elucidată atît prin mijloace „generale", cît și pe căi „comparative"[31].

1. Cum se formează urina? Evident, este necesar să cunoaștem procesul inițial prin care lichidele corpului trec din sînge în sistemul tubular ce alcătuiește nefronul. Așa cum observa William Bowman, care a descris pentru prima dată structura capsulei nefronului acum mai bine de un secol, capsula funcționează ca un filtru prin care se produce urina primară din sîngele ce circulă prin glomerulul de capilare. Bowman presupunea că această filtrare are loc prin „activitatea secretorie" a unei părți din celulele capsulare. Ulterior însă, s-a afirmat că glomerulul și capsula funcționează ca un filtru mecanic; presiunea necesară pentru filtrare ar fi furnizată de sîngele circulant pompat de inimă. Această idee a fost confirmată prin aplicarea unei ingenioase metode de microanaliză. Canule fine de sticlă introduse în glomerulii rinichiului de broască au fost folosite pentru a preleva probe din lichidul filtrat. Analiza acestor probe ca și a unor probe obținute de la alte specii a arătat că lichidul ce străbate peretele glomerular pînă în tubul proximal este un *ultrafiltrat* de plasmă sanguină; cu alte cuvinte, el conține *toate* substanțele din plasmă, minus macromoleculele proteice. Așadar, proteinele și hematiile sînt reținute de filtru, dar toate moleculele mai mici îl străbat. Rata acestui proces poate fi măsurată printr-o tehnică, dezvoltată de H. W. Smith, ce folosește un glucid vegetal, *inulina*, care este filtrat la nivelul glomerulului, dar, avînd o moleculă mare, nu este reabsorbită ulterior la nivelul tuburilor; această substanță poate fi injectată pînă la o anumită concentrație în sînge și apoi se măsoară concentrația ei în urină. Astfel se poate calcula cantitatea de sînge filtrată de ambii rinichi. La om ea se ridică la considerabila valoare de cca 180 l pe zi.

2. Cum se realizează *retenția* apei și a substanțelor dizolvate? Însăși valoarea cantității filtrate ridică această întrebare. Deși prin glomeruli se filtrează zilnic la om 180 l plasmă, este evident că nu se excretă decît o mică parte din această cantitate. Între procesul de filtrare și cel de excreție, apa este reabsorbită, iar aceasta are loc în tubuli. Tubulul renal este alcătuit dintr-un strat simplu de celule epiteliale, capabile de transport activ, care vehiculează o diversitate uimitoare de materiale între fluidul tubular și capilarele ce înconjură tubulii la exterior. Nu numai peste 98% din apă este reabsorbită din urina tubulară, ci și majoritatea sărurilor, toată cantitatea de glucoză, majoritatea aminoacizilor, a vitaminelor și o mulțime de alte substanțe importante, care astfel reintră în circulație și sînt, în felul acesta, conservate[32].

Diferite experimente au arătat că la păsări și mamifere această absorbție are loc în cea mai mare parte în tubul contort proximal, adică în acea parte a tubului care urmează imediat după capsulă. Ca și în cazul celulelor epidermice din rădăcinile plantelor, transportul apei în sine nu este „activ". Substanțele dizolvate, în special sodiul, sînt reabsorbite activ de către celulele din tubul proximal; pe măsură ce concentrația substanțelor dizolvate crește în aceste celule, apa tinde să pătrundă prin osmoză. Pe această cale, atît apa cît și substanțele dizolvate sînt îndepărtate din lichidul tubular, dar *concentrația totală* a substanțelor dizolvate nu se modifică în tubul proximal, fapt demonstrat cu ajutorul unei alte metode ingenioase, cunoscută sub numele de „blocarea curgerii". Dacă se blochează ureterul unui animal de experiență, fluxul tubular poate fi, pentru un timp, împiedicat. Îndepărtarea bruscă a blocajului eliberează lichidul din toți nefronii: la început se elimină cel din conductele colectoare, iar la sfîrșit, cel din tubulii proximali. Datorită presiunii create în sistemul blocat, lichidul din regiunea proximală a nefronului nu este decît puțin modificat prin trecerea sa prin partea distală și astfel este posibilă analiza experimentală a lichidului din fiecare stadiu. Rezultatele metodelor de blocare a curgerii arată clar că plasma sanguină și lichidul din tubulul proximal au concentrație totală de substanțe dizolvate egală și, deci, aceeași presiune osmotică. Așadar, ele sînt *izotonice*.

3. Studiile comparate ale funcției nefronului. Cercetările efectuate la numeroase specii de vertebrate au adus contribuții însemnate la elucidarea funcției fiecărei părți a nefronului. Așa cum am subliniat mai sus, rinichiul este un organ al echilibrului hidric iar vertebratele ocupînd o diversitate de medii se impun diferite exigențe în privința conservării apei în fiecare caz în parte. În apele dulci, concentrația totală a substanțelor dizolvate este mai mică decît în sînge, astfel încît apa tinde neîncetat să pătrundă în interiorul organismului. În schimb, apa de mare poate fi privită ca un mediu „fiziologic sec", deoarece are o presiune osmotică egală sau chiar mai mare decît cea a sîngelui

[31] Explorarea funcțională a rinichilor se face prin: examinări clinice, examinări paraclinice (probe biochimico-umorale), probe de efort (explorarea diluției și concentrației urinii în condițiile unui regim dietetic bogat sau sărac în lichide) și explorări morfologice (puncția biopsică renală, explorări radiologice și izotopice).

Date valoroase în funcționarea rinichiului au avut la bază nenumărate cercetări comparative privind funcția tuburilor urinifere la protozoare și metazoare (*n. ed. rom.*).

[32] Tubul contort proximal este format din celule prevăzute, spre lumen, cu cili, iar spre partea periferică bazală, cu o structură sub formă de bastonașe. Această imagine obținută cu microscopul obișnuit apare cu mult mai complicată atunci cînd este obținută cu microscopul electronic. În acest caz cilii ne apar ca niște prelungiri citoplasmatice, iar între ei se găsesc canale care pătrund în citoplasmă și care se deschid în vacuole. Cu microscopul electronic s-a stabilit că structura bazală sub formă de bastonașe constă din rînduri de mitocondrii, între mitocondrii se ridică pliuri din membrana bazală a celulei care împart citoplasma în fișii. În felul acesta membrana bazală capătă o suprafață enormă, care asigură desfășurarea fenomenelor active de transport (*n. ed. rom.*).

majorității vertebratelor marine. Organismele terestre nu sînt în contact cu apa și trebuie să o ingere, sau să o producă pe căi metabolice din hrană și, de aceea, în cazul lor, se pune problema conservării apei.

O simplă examinare anatomică a nefronilor la diferite vertebrate ce trăiesc în condiții diferite dă numeroase indicații asupra funcției lor. Peștii osoși marini, de exemplu, beau apă din mare și excretă o mare parte a sărurilor din branhii, totuși trebuie să conserve o parte din apă și de aceea posedă glomeruli reduși; unii sînt chiar complet lipsiți de glomeruli. Așadar, acești pești marini economisesc apa vehiculînd-o în cantități mai mici. Pe de altă parte, peștii de apă dulce și amfibienii sînt în permanență „inundați" de apă; ei posedă glomeruli mari și activi. Deoarece la aceste animale nu apare necesitatea reabsorbției apei, nefronii lor nu prezintă nici un segment specializat pentru aceasta, deși are loc conservarea *sărurilor* prin reabsorbție[33].

Dintre vertebrate, păsările și mamiferele prezintă remarcabila capacitate de a excreta o urină *mai concentrată decît sîngele*, fapt corelat cu existența unui segment subțire, alungit al nefronului, numit ansa lui Henle, ce se interpune între tubul proximal și cel distal. Aceste structuri coboară pînă în zona medulară a rinichiului și revin în cortex; în continuare, nefronul se mai încolăcește o dată în jurul ductelor colectoare ce se îndreaptă spre centrul zonei medulare. Funcția ansei lui Henle este, se pare, de a reabsorbi și mai mult sodiul din urina ce-l străbate; astfel, urina devine temporar mai puțin concentrată decît plasma sanguină, dar rolul acestei reabsorbții suplimentare de substanțe dizolvate este acela de a concentra lichidele intercelulare din zona medulară a rinichiului. În ductele colectoare ce se întorc prin această regiune, apa este extrasă pe cale osmotică, încît urina finală poate fi mai concentrată decît plasma sanguină din care s-a format inițial prin filtrare. Trăsătura cheie a sistemului constă în faptul că două conducte prin care lichidul se scurge în direcții opuse schimbă între ele substanțe, influențîndu-se reciproc[34]. Asemenea sisteme de *schimb în contracurent* se întîlnesc frecvent în biologie (p. 218) și adesea se referă la schimburi energetice (de exemplu, căldură).

[33] Crocodilii și broaștele țestoase, care sînt în majoritate forme dulcicole, au rinichii cu glomeruli bine dezvoltați și elimină o cantitate destul de mare de urină hipotonică față de mediul lor interior; șopîrlele și șerpii au nefroni fără glomeruli sau cînd aceștia există sînt puțin dezvoltați; ei excretă o urină semisolidă sau chiar solidă, foarte bogată în acid uric (*n. ed. rom.*).

[34] Cercetări recente efectuate pe rinichi de șobolan au stabilit că lichidul tubular recoltat la trecerea din capătul distal al ansei Henle este hipotonic sau izotonic. De asemenea, s-a mai dovedit că mișcarea apei între tubul urinifer și lichidul interstițial se face printr-o difuziune pasivă, în ambele sensuri. Cînd lichidul tubular trece de-a lungul ramurii subțiri descendente a ansei, apa difuzează către lichidul interstițial hipotonic al zonei medulare, iar sodiul difuzează către interiorul tubular; astfel, volumul lichidului tubular se micșorează și osmolaritatea lui crește pe măsură ce se apropie de curbura ansei.

În ramura ascendentă, epiteliul fiind impermeabil pentru apă iar sodiul fiind reabsorbit în plasma interstițială, lichidul tubular se diluează astfel că la intrarea în tubul distal este deja izoosmotic sau chiar hipotonic.

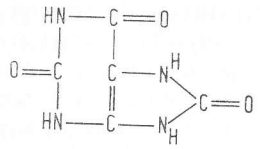
În această situație, ansa lui Henle apare ca un mecanism de asigurare a unui echilibru osmotic între lichidul tubular și sînge. La baza acestui mecanism stă un proces care a fost numit *„contracurent multiplicator de concentrație"* (*n. ed. rom.*).

Pînă acum am insistat asupra faptului că rinichiul vertebratelor reglează volumul și concentrația lichidelor organismului, filtrînd sîngele și reabsorbind apoi selectiv o mare parte din apă și din substanțele dizolvate. Nu există nici o îndoială că în decursul istoriei sale evolutive, rinichiul a fost la origine un organ al echilibrului hidric, dar animalele își folosesc rinichii și pentru eliminarea produșilor metabolici toxici. De aceea, nefronul trebuie să aibă capacitatea excreției totale a anumitor tipuri de molecule, ceea ce înseamnă mai mult decît o simplă filtrare. Aceasta se realizează printr-un tip diferit de transport activ, și anume un proces de excreție forțată, chiar împotriva unui gradient de concentrație. Un procedeu de evidențiere experimentală a acestui proces are la baza sa injectarea acidului paraaminohipuric în sînge (PAH). Faptul că această substanță este în întregime eliminată în urină oferă fiziologilor o metodă convenabilă de măsurare a fluxului sanguin în rinichi. Dacă se cunoaște concentrația PAH în sînge, rata apariției sale în urină poate servi la calcularea directă a cantității de sînge ce trece prin rinichi în unitatea de timp. Sediul excreției active este tubulul proximal.

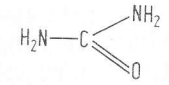
Deși PAH nu este o substanță prezentă în mod normal în sînge, s-a dovedit că o serie de substanțe foarte importante prezente în mod natural în sînge sînt eliminate exact în același mod; aceștia sînt produșii azotați de excreție derivați în ultimă instanță din amoniac (NH_3). În diferite procese metabolice celulare ce implică purinele și pirimidinele („bazele azotate"), precum și aminoacizii, se eliberează asemenea produși din celule. Forma finală specifică în care ei sînt excretați depinde de tipul de organism și, în special, de cantitatea de apă de care acesta dispune. Majoritatea nevertebratelor marine, care sînt izotone cu apa în care trăiesc, și nevertebratele de apă dulce, al căror mediu intern are o presiune osmotică superioare mediului înconjurător, pot menține un schimb activ de fluide între interior și exterior și elimină produsele de excreție în soluții foarte diluate, debarasîndu-se astfel de amoniac. La peștii marini care trebuie să-și conserve apa, acest proces de diluție nu este posibil și convertesc amoniacul în trimetilamină ($(CH_3)N$, produs mai puțin toxic. Majoritatea mamiferelor produc uree (fig. 6-6), ca produs final al metabolis-

mului azotat; această substanță este mai puțin toxică decît amoniacul și este secretată și excretată activ de către tubulul proximal, astfel încît concentrația sa finală în urină este foarte ridicată.

Dintre toate vertebratele care produc uree, la un singur grup, și anume la rechini, ureea urmează o altă cale decît excreția totală. Rechinii suportă o concentrație foarte ridicată de uree în sînge, folosindu-se de aceasta pentru a-și ridica presiunea osmotică internă la



Acid uric



Uree

Fig. 6—6. Formulele structurale ale acidului uric și ureei.

un nivel considerabil mai înalt decît cel din apa mării. Ei sînt singurele animale la care s-a dezvoltat o modalitate de realizare a unei presiuni osmotice interne superioară celei din ocean. Reptilele și păsările, animalele care conservă apa poate cu cea mai mare eficiență din toată lumea animală, produc (ca, de altfel, și insectele) un alt compus azotat de excreție. Acesta este acidul uric (fig. 6-6), compus extrem de insolubil; el se concentrează prin secreție activă în tubul, unde în cele din urmă cristalizează. Prin reabsorbția apei, acidul uric rămîne sub forma unei paste, care este excretată ca atare. În regiunile în care păsările trăiesc în colonii mari, acidul uric se poate acumula sub forma unor depozite de îngrășăminte de importanță economică considerabilă.

Trebuie să menționăm faptul că, pentru plante, nici echilibrul hidric, nici excreția azotului nu reprezintă probleme majore. În acest caz, în privința problemei echilibrului hidric este de menționat faptul că pereții celulari vegetali conferă o toleranță considerabilă față de umflarea celulelor în urma endosmozei. În problema excreției azotului ea se pune numai pentru animale, majoritatea lor au o nutriție bogată în proteine și după satisfacerea nevoilor proceselor de creștere aminoacizii în exces pot fi degradați ca sursă de energie, iar produșii de degradare ridică problema excreției azotului. În ceea ce privește majoritatea plantelor însă, ele necesită săruri de amoniu, sau alte săruri anorganice de azot, ca surse de azot pentru sinteza proteinelor și nu utilizează aceste proteine ca surse de energie. Se afirmă uneori că plantele sînt, în primul rînd, aparate de metabolizare a glucidelor, iar animalele, a proteinelor. Deși este o exagerare, totuși aceste afirmații indică modalitățile diferite în care cele două grupe de organisme realizează schimburile cu mediul.

O altă diferență constă în tendința unor plante lemnoase de a depozita compuși azotați, cum sînt ligninele și alcaloizii, în xilemul din duramen, care nu mai servește ca țesut de conducere. Nu se știe dacă acest proces poate fi considerat ca depozitare a unor produși de excreție, dar este sigur că ei îndeplinesc funcții ajutătoare în fortificarea duramenului, căruia îi conferă o rezistență superioară la putrezire.

TRANSPORTUL INTERN

Problema dimensiunilor

Ne-am referit deja, în legătură cu procesele de schimb (p. 213), la problema creșterii în dimensiuni, care se ridică în fața organismelor pluricelulare. Aceleași limitări se pun și în privința sistemelor de transport. Difuziunea, deși este un mijloc adecvat de transport între teritorii apropiate, nu poate face față cerințelor unei mase celulare mari și active, cînd este vorba de distanțe mari. De aceea, organismele multicelulare și-au dezvoltat mecanisme de transport ce se bazează nu pe mișcările moleculelor dintr-o soluție, ci pe sistemul, mai eficient, al deplasării în masă a soluției, numit *convecție*.

Sistemele celulare de transport

La unele organisme, în special nevertebrate, întregul sistem de transport se bazează pe migrarea unor celule vehiculante ale substanțelor nutritive. Acest sistem de transport, avînd o deosebită semnificație generală, este prezent la unele organisme care au dimensiuni prea mari pentru ca substanțele nutritive să poată fi distribuite la celulele constituente prin difuzie, dar totodată sînt lipsite de posibilități pentru a realiza o circulație sistematică a lichidelor corpului. Printre aceste organisme se numără celenteratele, de exemplu, cavitatea lor corporală fiind căptușită cu un epiteliu absorbant. Printre celulele ce compun acest strat există unele cu caracter migrator. Aceste celule erante, de forme variabile, se deplasează cu ajutorul pseudopodelor și poartă numele de *amibocite*. Ele încorporează mici particule de hrană și apoi se detașează de epiteliu și se deplasează spre celule din alte regiuni. Concomitent, are loc scindarea chimică a moleculelor substanțelor nutritive, digestia avînd un caracter, în mare măsură intracelular[35].

[35] La animalele unicelulare — Protozoare — și chiar la Spongieri, unele Celenterate și la viermii turbelariați, digestia intracelulară este singura formă de digerare a hranei.

În realizarea digestiei intracelulare există mai multe faze: a) încorporarea hranei și formarea vacuolei digestive la nivelul căreia se vor desfășura toate procesele diges-

Proprietățile remarcabile ale apei ca „solvent universal" satisfac, în general, necesitățile transportului unor cantități suficiente de substanțe (gaze respiratorii, substanțe nutritive dizolvate etc.) ce acoperă nevoile unor celule aflate la distanțe mari de suprafețele de schimb, în cazul organismelor pluricelulare. Atunci cînd o anumită substanță este necesară în cantități deosebit de mari, lichidele circulante de transport trebuie însă să utilizeze și eficiența suplimentară a unor compuși chimici purtători speciali ai unor substanțe necesare vieții celulelor și care permit mediului circulant să transporte mai mult material în unitatea de volum decît ar putea cuprinde prin simplă dizolvare. (Un astfel de purtător este hemoglobina, care transportă oxigenul — într-o combinație labilă în sistemele circulatorii ale multor animale.) În toate cazurile în care există un astfel de sistem este necesar să existe o cale de transport și un mecanism de pompare a soluției apoase. Vom examina o serie de exemple în acest sens, începînd cu mecanismele de transport ale plantelor vasculare.

Sistemele de transport la plantele vasculare. Importanța problemei transportului nu este poate nicăieri mai mare decît la plantele vasculare terestre, care, pe lîngă faptul că ating uneori dimensiuni imense, prezintă și o separare în spațiu a diferitelor funcții metabolice. Întreaga cantitate de apă și substanțe minerale dizolvate, necesară pentru creșterea și funcționarea unui stejar, de pildă, trebuie să pătrundă în plantă prin părțile cele mai îndepărtate ale rădăcinii, deși producția de compuși organici cu valoare energetică ridicată are loc în întregime în frunze. Așadar, o anumită regiune a plantei depinde pentru fundamentarea sa foarte strict de o altă regiune față de care se poate afla la zeci de metri distanță.

În general, transportul materialelor organice elaborate, pe de o parte, și al apei și sărurilor minerale, pe de altă parte, se desfășoară în două sisteme de conducere separate, *xilemul* și *floemul*, a căror dezvoltare și anatomie au fost tratate în cap. 5 (p. 186). În mod normal, xilemul transportă apa și sărurile dizolvate în sens ascendent prin tulpină, de la rădăcină pînă la frunze, iar floemul este implicat în transportul descendent al unei soluții bogate în glucide (mai ales zaharoză), produse prin activitatea fotosintetizatoare a frunzelor. Există și unele excepții: substanțele organice trebuie uneori să se deplaseze ascendent prin floem, de la frunze spre părțile imature, mai ales spre fructe, aflate mai sus pe tulpină. De asemenea, uneori în

tive: b) secreția de diastaze hidrolizante, vărsarea lor în interiorul vacuolei digestive și digestia propriu-zisă; c) absorbția; produșii solubili și difuzabili (rezultați prin digestie) trec din vacuola digestivă în protoplasmă, iar restul nedigerat este împins treptat spre periferie, unde este expulzat prin exocitoză (*n. ed. rom.*).

vasele xilemului apar zaharuri. Astfel, în cazul arțarului, soluția zaharată se extrage din xilem și nu din floem. Totuși, în xilem transportul este întotdeauna ascendent, iar prin floem poate fi ascendent, dar de obicei este descendent.

Sistemul de transpirație: xilemul. Să ne reamintim că țesutul lemnos al plantelor este alcătuit din mai multe tipuri de celule, dintre care traheidele cilindrice și elementele vasculare sînt cele implicate în transport. În xilemul matur și funcțional, aceste celule și-au pierdut protoplasma, dar și-au păstrat pereții. Traheidele (fig. 6—7), principalele elemente conducătoare la conifere, sînt în principiu entități delimitate, pe cînd vasele angiospermelor se prezintă, de obicei, în șiruri lungi de elemente dispuse cap la cap, la care pereții terminali inițiali s-au pierdut dînd naștere unor structuri tubulare ce pot atinge lungimi de cîțiva metri. În ambele cazuri există o succesiune continuă de celule de conducere, de la zona perilor radiculari din apropierea vîrfului rădăcinii, pînă la rețeaua de nervuri din grosimea parenchimului frunzelor.

În cazul unui arbore înalt, apa și substanțele nutritive au o cale lungă de parcurs, iar faptul că transportul se desfășoară împotriva gravitației a făcut din ascensiunea sevei brute o problemă fascinantă, cu o îndelungată istorie experimentală. Majoritatea observațiilor semnificative asupra acestui remarcabil fenomen au fost făcute, de

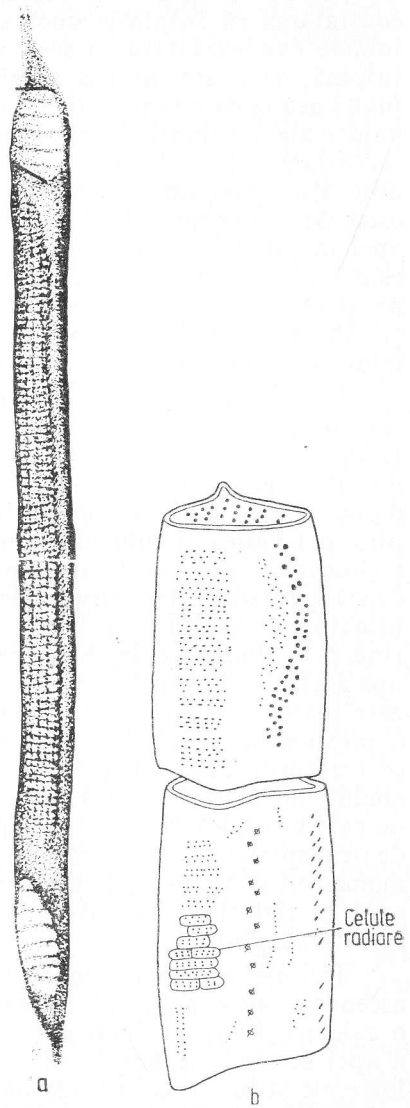


Fig. 6—7. Vase din structura xilemului. *a*) Xilem de *Liriodendron*. *b*) Xilem de *Quercus* (după K. Esau, *The Anatomy of Seed Plants*, Wiley, 1960, p. 79—81).

fapt, cu mult înaintea secolului al XX-lea. Una dintre acestea a fost constatarea că tulpinile unor specii de plante cu sisteme radiculare intacte exudează sevă în sens ascendent. Dacă se atașează un tub la tulpină, se poate măsura presiunea ce se creează în rădăcini, după înălțimea la care se urcă lichidul. În astfel de experiențe s-au găsit valori ale presiunii de cîteva atmosfere. Principiul acestei *presiuni radiculare* a fost lămurit în secțiunea referitoare la mecanismele de absorbție. Apa este atrasă în celulele epidermice ale rădăcinii prin osmoză; succesiunea de creșteri ale turgescenței ar determina trecerea apei în canalele xilemului și de aici în părțile superioare; problema este însă că la multe plante, printre care și unele destul de înalte, nu poate fi pusă în evidență o presiune radiculară semnificativă, și chiar în cazurile în care s-a observat o astfel de presiune, este îndoielnic faptul că ea ar juca un rol important în ascensiunea sevei.

O a doua observație este că ramurile sau vîrfurile plantelor cu transpirație activă pot *împinge* o coloană de apă în sus; o reproducere la îndemîna oricui a acestei experiențe este absorbția unui colorant de către florile puse într-un vas cu apă colorată. Forțele dezvoltate de un asemenea mecanism sînt considerabile unele ramuri care transpiră pot ridica o coloană de mercur la înălțimi de peste un metru. Fenomenul este considerat în prezent ca esențial în deplasarea ascendentă a fluxului de transpirație. Teoria „coeziune—tensiune" include următoarele aspecte: 1) Apa se pierde la nivelul frunzelor, în primul rînd prin stomatele deschise, prin evaporare; celulele care au pierdut apa acționează asupra apei din elementele lemnoase din frunze. 2) Apa este astfel extrasă din vîrfurile coloanelor de xilem, luînd naștere o presiune negativă, sau *tensiune* în interiorul coloanei, tensiune ce se transmite la celulele înconjurătoare din rădăcină. 3) Acestea, la rîndul lor, cedează apa xilemului datorită presiunii și o recuperează pe cale osmotică din mediul ambiant. Așadar, se consideră că fluxul de transpirație se creează nu prin „împingere", ci prin „tragere"; momentul critic este pierderea apei la nivelul frunzelor, nu absorbția apei în rădăcini. Stomatele (p.226) joacă rolul esențial în reglarea ratei transpirației.

Trebuie să menționăm faptul că forța care deplasează apa în sens ascendent *nu este o forță de „sucțiune"*; vidul perfect nu poate ridica o coloană de apă la mai mult de 10 m. Acest fenomen de deplasare a apei se atribuie forțelor de coeziune, care leagă moleculele de apă între ele și totodată le leagă de tulpină; de aceea, este esențial să nu existe întreruperi de aer ale coloanei, deoarece forțele de atracție dintre moleculele de gaz sînt neglijabile în comparație cu cele dintre moleculele unui lichid. Nu s-a dovedit încă niciodată că astfel de întreruperi nu există; unii autori consideră că, de fapt, ele există și că teoria coeziunii este incorectă. De asemenea, nu s-a reușit încă efectuarea unei măsurători directe a tensiunii într-o coloană de xilem „normală" și intactă. Este totuși clar că presiunea în interiorul xilemului la arbori are valori sub o atmosferă și că transportul nu are la bază absorbția radiculară. În momentul actual, teoria „coeziune—tensiune" oferă explicația cea mai satisfăcătoare.

Translocația materialelor organice. S-a stabilit, cu mult timp în urmă, inițial prin ingenioasele experiențe ale marelui biolog italian din secolul al XVII-lea, Malpighi, că partea externă a țesutului conducător al arborilor (floemul) este responsabilă de transportul descendent al materialelor produse în frunze. Experiența este foarte simplă. Se decupează un inel în coaja tulpinii sau a unei ramuri, în așa fel încît floemul localizat la exterior să fie secționat, dar stratul de xilem să rămînă neîntrerupt. Treptat, materialele organice se acumulează *deasupra* secțiunii și se împuținează dedesubt, indicînd faptul că a fost întreruptă o cale descendentă. Dacă secțiunea se face mai adînc, astfel încît să se întrerupă și xilemul, frunzele de deasupra secțiunii se vestejesc în scurt timp, indicînd faptul că a fost lezată și o cale ascendentă pentru circulația apei. Rezultatele mai recente bazate pe utilizarea marcării radioactive a produselor fotosintezei cu CO_2 au confirmat faptul, de mult cunoscut, că ele se deplasează prin celulele floemului.

Ca și xilemul, floemul este alcătuit din mai multe tipuri de celule derivate din cambiu. Elementele de importanță majoră în procesul de transport sînt tuburile *ciuruite*, elementele vasculare provenite din unirea mai multor celule sub forma unor structuri tubulare de lungimi considerabile. Celulele ciuruite ale coniferelor reprezintă probabil precursorii evolutivi ai elementelor vasculare ciuruite, mai specializate, ce se întîlnesc la angiosperme. Structura generală a elementelor vasculare este înfățișată în fig. 6—8. O trăsătură foarte importantă constă în faptul că aceste celule, deși lipsite de nuclee la maturitate, sînt, spre deosebire de elementele xilemului, „vii" și conțin citoplasmă. Fiecare element este de obicei însoțit de celule liberiene mai mici. Legăturile dintre elemente prezintă un interes deosebit; pereții de la capete sînt ciuruiți, formînd o sită ce separă cele două elemente. Prin aceste perforații, două elemente adiacente se află în legătură prin intermediul unor punți protoplasmatice, ce pot fi considerate plasmodesme mult dezvoltate.

Eficiența cu care glucidele formate în fotosinteză se pot deplasa în lungimea acestor canale este poate cel mai bine ilustrată în cazul unor plante ce depozitează aceste produse (de exemplu, amidon) în rădăcini sau fructe. La dovleac, creșterea maximă în greutate uscată pe oră este de aproape 2 g, proces care nu este explicabil pe baza difuziei. În adevăr, prin măsurarea concentrației zaharurilor într-o probă

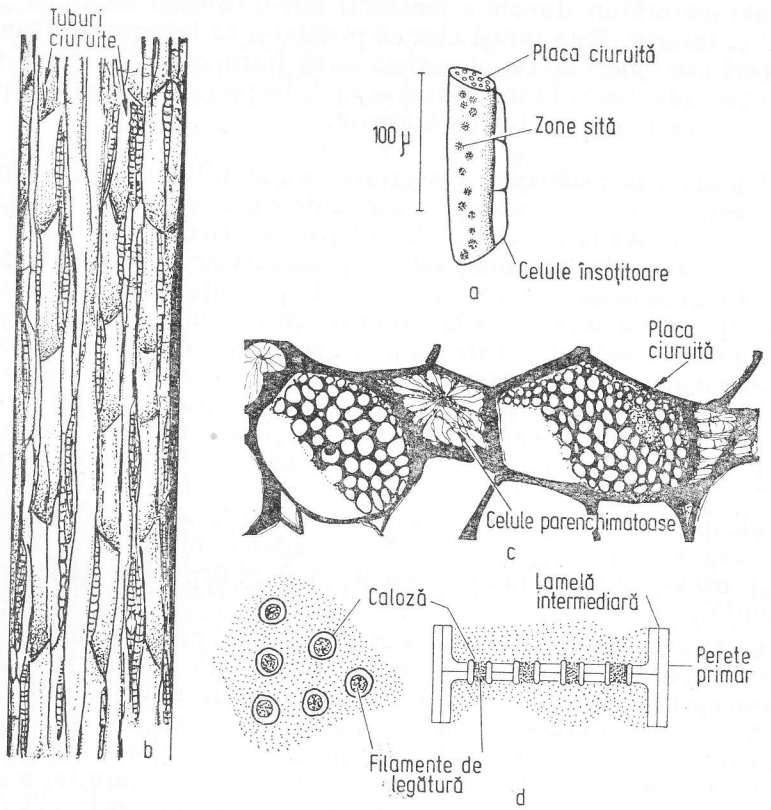


Fig. 6—8. Celule ciuruite din structura floemului. *a*) Celulă ciuruită la *Robinia*. *b*) Secțiune tangențială prin floem la *Campsis*. *c*) Plăci ciuruite la *Cucurbita*. *d*) Reprezentare schematică a unui complex de plăci ciuruite (după K. Esau, *The Anatomy of Seed Plants*, Wiley, 1960, p. 123, 124, 126, 127).

de sevă elaborată și prin determinarea suprafeței totale a secțiunii elementelor ciuruite, se constată că masa de material acumulat necesită o viteză de deplasare prin floem a zaharurilor de cîteva mii de ori mai mare decît rata difuziunii.

Cea mai plauzibilă explicație a transportului sevei elaborate sugerează că acesta se produce printr-o circulație în masă aflată sub presiune, în care atît solventul (apa), cît și substanțele dizolvate (zaharurile) străbat concomitent vasele. Acest sistem este radical deosebit de difuziune, în care moleculele substanței dizolvate se dispersează într-un solvent staționar. Forța necesară acestei mișcări

derivă din concentrația mare de zaharuri în elementele liberiene ale frunzelor. Seva elaborată din frunze sau din tulpinile din partea superioară conține 30% zaharoză, în timp ce în părțile inferioare ale tulpinii și în rădăcini concentrația zaharozei este mult mai mică. Concentrația internă ridicată a zaharului în partea superioară a floemului face ca apa să pătrundă prin osmoză în elementele acestuia, creînd o presiune pozitivă considerabilă, capabilă în a doua fază să deplaseze întreaga coloană a soluției de zaharuri în sens descendent. În cazurile în care concentrația de zahăr în elementele floemului este mai mare într-un punct situat mai jos pe tulpină, forța va fi în sens ascendent. Așa se explică, probabil, faptul că transportul prin floem poate fi și ascendent, cum se întîmplă, de exemplu, în cazul transportului zaharurilor în fructele plasate în părțile superioare ale unui arbore. Un argument adus împotriva teoriei circulației în masă este observația că între două puncte poate avea loc simultan transport bidirecțional. Argumentul ar invalida, într-adevăr, teoria, dacă în ambele direcții ar fi implicate aceleași elemente. Cum așa ceva nu s-a demonstrat, este perfect logic să se presupună că transportul în direcții opuse este asigurat de elemente adiacente.

Recent s-au adus noi dovezi în favoarea teoriei circulației în masă, printr-o serie de experiențe ce utilizează anumite „seringi" naturale pentru prelevarea probelor de sevă elaborate. Înainte, pentru obținerea acestor probe, era necesar să se secționeze țesutul conducător, ceea ce ducea la lezarea celulelor floemului și la contaminarea lichidului prin contactul cu alte țesuturi. Unele afide însă se hrănesc pe seama țesutului liberian introducîndu-și trompa, alcătuită din mai multe stilete, într-un singur element vascular (fig. 6-9). Detașînd afidul de trompa sa și substituindu-i un capilar fin, experimentatorul poate prelua probe de sevă elaborată. Exudarea soluțiilor zaharate prin stiletele afidului demonstrează faptul că, într-adevăr, lichidul din interiorul elementelor floemului se află sub presiune. Mai mult, studierea acestor exudate a arătat că, într-adevăr, concentrația de zaharoză scade în părțile inferioare ale sistemului. Singurul argument îndeobște invocat împotriva circulației în masă se referă la faptul că elementele ciuruite ar putea să nu fie suficient de poroase pentru a permite o deplasare în masă atît de rapidă. Totuși, pînă cînd se va demonstra că perforațiile sînt, într-adevăr, „astupate", această teorie rămîne cea mai plauzibilă explicație pentru transportul produselor fotosintezei din frunze în celelalte structuri ale plantei.

Sistemele circulatorii ale animalelor. Una dintre cele mai importante deosebiri dintre plante și animale reflectă modalitatea de bază de alcătuire a țesuturilor lor: țesuturile animale constînd din celule lipsite de pereți celulozici, sînt străbătute de spații libere relativ mari. Cu cît un animal este mai bine organizat în țesuturi și sisteme de or-

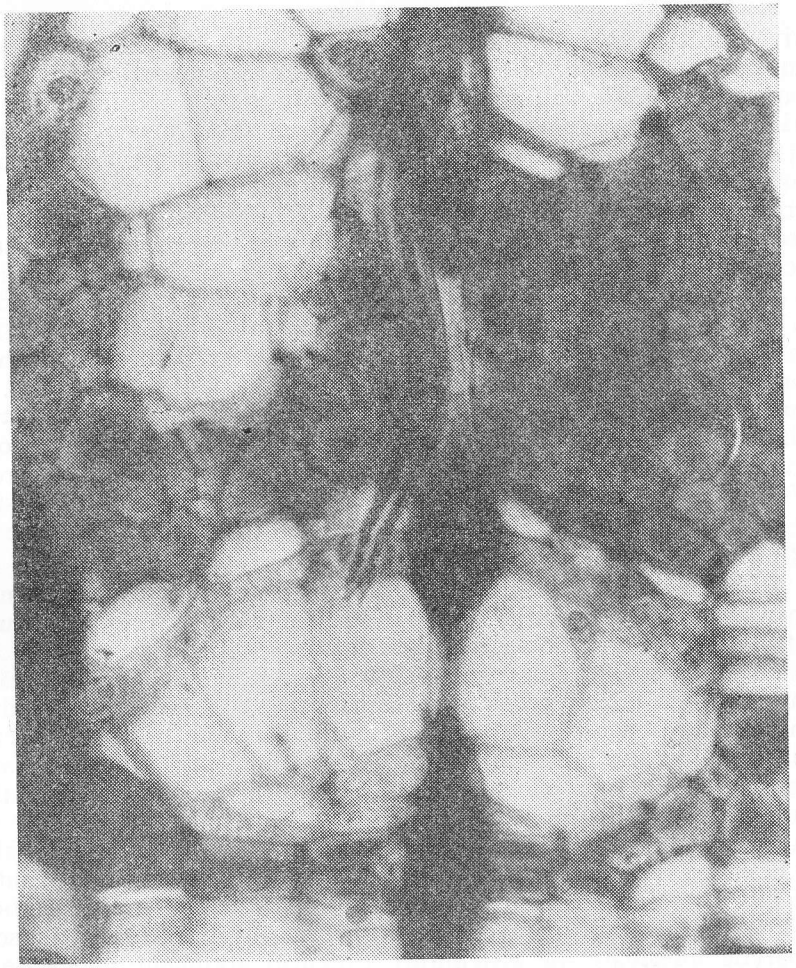


Fig. 6—9. Stiletele unui afid pătrunzînd într-un vas ciuruit. Mărire de 540× (după M. Zimmerman, Science, *134*, p. 76, 1961).

gane, cu atît sînt mai mari și mai sistematic prezente aceste „spații extracelulare". La plante, sistemele principale de deplasare a lichidelor sînt limitate la elementele celulare ale xilemului și ale floemului, dar la animale, sîngele și alte lichide circulante sînt extracelulare.

Cu un mic efort de imaginație, putem reconstitui istoria evolutivă posibilă a acestor lichide extracelulare. La nevertebratele inferioare, principala cavitate a organismului este intestinul primitiv, sau archen-

teronul, care, ca și spațiile mai restrînse dintre celulele diferitelor straturi celulare, este scăldat în esență de mediul extern, de obicei, apa de mare. Spațiul celomic veritabil format în timpul evoluției între țesuturile intestinului și peretele corpului reprezintă un nou compartiment, ce poate fi menținut izolat de mediul extern, spre deosebire de intestin, care trebuie să fie în permanență deschis în vederea schimburilor nutritive. Cavitățile celomice sînt în conexiune directă cu spațiile mai mici dintre celulele ce alcătuiesc țesuturile, iar lichidele din interiorul lor să difere considerabil, în privința compoziției lor de cele din mediul înconjurător, oferind un fel de tampon între celule și acesta. Bineînțeles, schimburile se transformă astfel într-un proces în două etape, în care lichidele extracelulare acționează ca intermediar. Totodată, se naște posibilitatea facilitării schimburilor prin *mișcarea* lichidelor extracelulare, atît în raport cu mediul extern, cît și cu celulele din interior, pe care le deservesc. Mișcarea grăbește schimbul, făcînd ca atît lichidele saturate, cît și cele epurate, să fie neîncetat înlocuite în punctele corespunzătoare de echilibrare. Un compartiment lichid intern, delimitat și mobil, mai conferă și alte avantaje: el poate fi supus unui reglaj și furnizează un fel de mediu „portativ" pentru celulele animalului, scutindu-le în același timp de numeroasele obligații legate de autoapărare. Importanța acestui aspect a fost sugestiv exprimată în postulatul clasic al lui Claude Bernard: „La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre"(Constanța mediului intern este condiția pentru o viață liberă).

Inițial, mișcarea compartimentului lichid extracelular se realizează prin mișcările generale ale mușchilor corpului, destinate altor scopuri. La unele organisme însă, s-au dezvoltat pompe musculare speciale în acest scop; acestea au apărut la majoritatea nevertebratelor superioare și la toate vertebratele. În cazul cel mai simplu, inima servește numai la împrăștierea lichidelor, dar la artropode și la alte nevertebrate apar vasele pentru conducerea lichidului de la inimă la țesuturi sau la suprafețele de schimb. În aceste cazuri însă lichidele se reîntorc la inimă nu tot prin vase, ci prin spațiile corpului, astfel încît sistemul este un *sistem deschis*, la care nu se poate face nici o distincție între lichidul din vase și cel dinafara lor. Etapa finală în evoluție a fost realizată odată cu închiderea în întregime a mediului circulant în interiorul unor vase. Asemenea sisteme circulatorii complet *închise*, caracteristice tuturor vertebratelor și cîtorva nevertebrate, permit păstrarea înăuntrul lor a unor tipuri celulare și a unor substanțe speciale, care diferențiază sîngele de lichidul extracelular. Sistemul circulator al unui vertebrat este calea pentru o gamă largă de schimburi. Sîngele transportă oxigenul și dioxidul de carbon la și de la celule; el furnizează glucoza și alte substanțe nutritive și îndepăr-

tează produsele metabolismului; transportă diverși hormoni, celule fagocitare, servește ca vehicul pentru nenumărați anticorpi și controlează temperatura. În cele ce urmează ne vom referi în cea mai mare parte la circulația închisă caracteristică vertebratelor.

Dinamica circulației. În orice sistem circulator închis, schimburile se produc în exclusivitate în rețeaua de capilare ce pătrunde în țesuturile vii ale organismului. Restul sistemului, adică inima și vasele mari, nu au decît rolul de pompare și vehiculare a sîngelui. Chiar celulele din pereții acestor structuri sînt dependente de o rețea capilară care le hrănește cu sînge din vase colaterale și nu se hrănesc direct cu sîngele din lumenul lor. Capilarele unui mamifer alcătuiesc un sistem prodigios; lungimea lor totală depășește cu mult 100 km la om. Capilarele ajung la fiecare celulă, permițînd o difuziune rapidă a gazelor sau substanțelor. Ele se deosebesc ca structură de artere și de vene, vasele principale ce pleacă de la inimă și se întorc din nou la ea. Arterele au pereți destul de groși, alcătuiți în primul rînd din mușchi netezi, înconjurați de o teacă de țesut conjunctiv; pereții venelor sînt în mare parte lipsiți de stratul muscular, fiind, de aceea mult mai subțiri (fig. 6-10). Capilarele au pereții cei mai subțiri, alcătuiți dintr-o

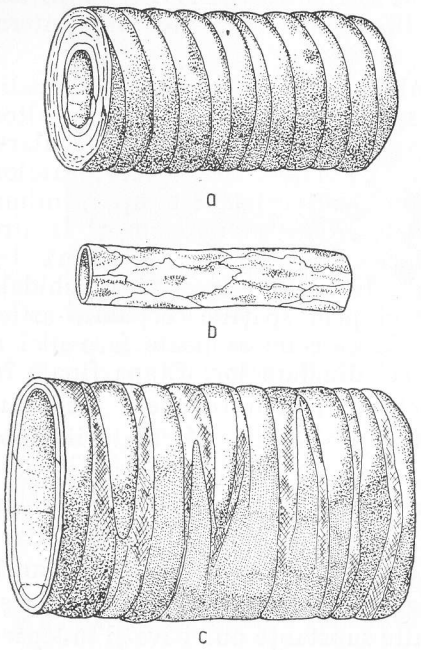


Fig. 6—10. Structura pereților vaselor de sînge. Capilarul (*b*) constă numai dintr-un singur strat de celule endoteliale. În structura venei (*c*), endoteliul este dublat de țesut fibros și de un strat muscular subțire, iar în cazul arterei (*a*) el este înconjurat de mai multe teci musculare și fibroase (după B. Zweifach, *Sci. Amer.*, 200, p. 54—60, 1959).

pătură fină de celule endoteliale ce se continuă cu stratul endotelial al arterelor și al venelor. Ele sînt foarte mici, de obicei nedepășind 15 μ în diametru, așa încît hematiile se află în contact direct cu pereții capilarelor (și uneori pot fi chiar blocate în grosimea lor) în timpul circulației lor. Peretele capilarelor are o permeabilitate selectivă: apa și toate substanțele cu moleculă mică le străbat ușor, dar (deși nu în totalitate) moleculele proteice și celulele sanguine sînt reținute. Dacă există gradienți de presiune sau de difuziune, moleculele mici din plasma sanguină pot trece prin capilare în lichidul extracelular, sau din acesta în plasmă și componentele celulare și proteinele sîngelui rămîn în interiorul vaselor. Pentru a permite schimburile cu celulele individuale, sistemul capilar are o microanatomie complicată în interiorul fiecărui țesut. Capilarele dintr-un mușchi sînt dispuse paralel cu fasciculele de fibre și trimit ocazional conexiuni transversale (fig. 6-11). În sistemul nervos există frecvent capilare fine încolăcite în jurul corpilor neuronilor; în alte țesuturi, diverse rețele capilare

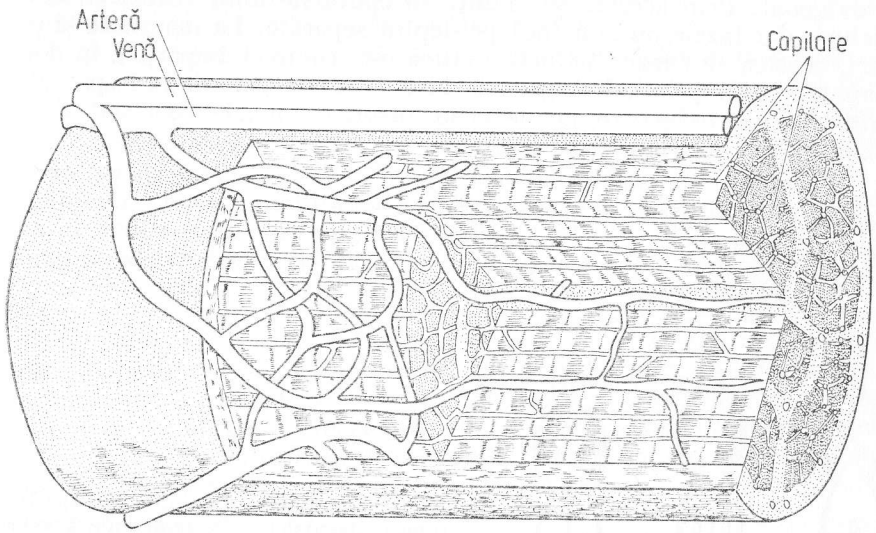


Fig. 6—11. Invadarea unei fibre musculare de către capilare, care alcătuiesc o rețea paralelă, cu legături multiple, printre fibrilele individuale (după B. Zweifach, Scientific American, 200, p. 54—60, 1959).

complexe asigură fiecărei celule contacte nemijlocite cu una sau mai multe linii capilare.

Sistemul complex de capilare este deservit de inimă ca organ cu funcție de pompă; sîngele ajunge în sistemul capilar prin artere și se întoarce prin vene (în cazul sistemelor deschise, prin spațiile sau sinusurile din țesuturi). Cum una din principalele funcții ale unui sistem circulator este aceea de a asigura schimburile de oxigen și dioxid de carbon, sîngele trebuie la un moment dat să treacă printr-o rețea capilară situată într-o suprafață de schimb gazos. Nu putem intra în detaliile anatomiei comparate a sistemelor circulatorii la vertebrate, dar merită să semnalăm două tipuri fundamentale de circulație între suprafețele de schimb gazos și celulele din structura țesuturilor. La pești, sistemul circulator operează în esență ca sistem monociclic. Sîngele pătrunde în inimă din venele sistemice și este pompat într-un sistem arterial ce conduce la branhii. Aici el se oxigenează și elimină dioxidul de carbon printr-un sistem de capilare și trece într-un alt sistem de vase arteriale care îl conduc la țesuturi. De aici se întoarce din nou prin venele sistemice la inimă. La amfibienii semitereștri însă, o parte a sîngelui este trimisă la plămîni și la piele, pentru oxigenare, și altă parte la țesuturi prin arterele sistemice; astfel ia naștere o împărțire parțială a inimii, cu o separare incompletă a sîngelui oxigenat de cel neoxigenat. Prin aceasta se anunță începuturile unui sistem cu două cicluri, dar fazele nu sînt încă pe deplin separate. La mamifere și păsări, acestea sînt faze distincte: inima este complet împărțită în două jumătăți, una primind sîngele de la țesuturi și pompîndu-l spre plămîni pentru oxigenare, iar cealaltă primind sîngele oxigenat de la plămîni și trimițîndu-l la țesuturi.

Circulația sîngelui prin acest sistem de vase depinde de presiunea hidrostatică furnizată de contracția mușchiului cardiac. La mamifere, inima constă dintr-o pereche de ventricule ce pompează direct în sistemul arterial și o pereche de atrii ce primesc sîngele venos. Ventri-

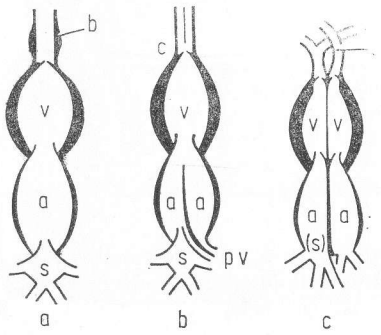


Fig. 6—12. Evoluția inimii. Dispoziția compartimentelor este reprezentată schematic pentru pești (*a*), amfibieni (*b*) și mamifere (*c*); *a*, atriu; *v*, ventricul; *b*, bulb arterial; *s*, sinus venos; *ap*, artera pulmonară; *pv*, vena pulmonară; *a*, aorta (după Kingsley).

culele sînt prevăzute cu pereți mai groși, mai musculoși și reprezintă principalul factor de asigurare a presiunii hidrostatice din sistem; atriile servesc în special la pomparea sîngelui în ventricule, prin niște valve unidirecționale. Mușchii ventriculari sînt dispuși în straturi în spirală; contractîndu-se dinainte înapoi, ei aruncă sîngele în arborele arterial. Ca structură intimă, mușchiul cardiac se deosebește de ceilalți mușchi striați prin aceea că fibrele alcătuiesc un sistem ramificat de anastomoze, dînd impresia unor fibre continue. Deși împărțite din loc în loc prin discontinuități discoidale (discurile intercalare, vezi fig. 7-27), fibrele mușchiului cardiac conduc cu ușurință excitația și deci contracția de la un punct la altul, astfel încît inima se comportă ca un tot unitar în contracție.

Una dintre cele mai simple experiențe fiziologice este izolarea unei inimi de broască și transferarea ei în soluție Ringer, care reproduce ambianța ionică normală a organului. Inima continuă să bată cu frecvență practic normală, adeseori timp de mai multe ore. Deși inima este inervată de sistemul nervos autonom, acesta nu joacă evident nici un rol în inițierea bătăii inimii; ritmul contracției se naște în însuși mușchiul inimii. Asemenea inimi sînt numite *miogene*; inimile unor nevertebrate (printre care artropodele) depind însă de o mică rețea intrinsecă de aproximativ o duzină de celule nervoase pentru inițierea contracției și, de aceea, sînt numite *neurogene*.

Putem obține informații asupra originii bătăii inimii prin două mijloace: mai întîi, explorînd cu ajutorul unor electrozi locul primei activități electrice care trebuie să preceadă contracția și, în al doilea rînd, comparînd inimile mamiferelor cu cele ale vertebratelor inferioare. Primul gen de experiențe indică faptul că prima regiune excitată este localizată în atriul drept (atrium) al inimii de mamifer. La inima de pește, la care atriul și ventriculul nu sînt separate, dispoziția anatomică se aseamănă mai degrabă cu un tub segmentat decît cu o structură comprimată, rotunjită. Primul „segment" este o terminație a sistemului venos, numită *sinus venos*; cea de-a doua este atriul, a treia ventriculul, iar a patra începutul aortei. Tubul se contractă dinainte înapoi, adică bătaia este inițiată în sinusul venos. Există dovezi că sinusul venos prezent la vertebratele inferioare a fost înglobat în atriul drept la vertebratele superioare; el și-a păstrat însă funcția de conducător, sau stimulator (pacemaker) în contracția inimii și poartă numele de *nod sinusal*[36].

[36] Activitatea ritmică a inimii se datorește unui *automatism* propriu. Căutarea originii automatismului a dus odinioară la o dispută între fiziologi, unii stabilindu-l în țesutul nervos intracardiac (teoria neurogenă), alții în țesutul miocardic specific (teoria miogenă). Teoria miogenă este astăzi universal admisă. Ea se bazează pe faptul că țesutul nodal și de conducere are proprietatea de a declanșa apariția procesului de

Cînd sîngele este expulzat din ventricule în sistemul arterial, el este împins cu o forță considerabilă. Presiunea hidrostatică exercitată asupra pereților aortei (trunchiul arterial care părăsește inima) este, la om, în mod normal de 120 mmHg în momentul contracției ventriculare maxime (sistolă) și de 80 mmHg cînd ventriculele se relaxează, umplîndu-se pasiv (diastolă). Această diferență se manifestă sub forma „pulsului". Un lichid aflat sub presiune în orice sistem de vase întîlnește, bineînțeles, rezistența de frecare din partea pereților (dacă nu ar fi așa, s-ar putea transporta petrol din Texas în Massachussetts, cu ajutorul unei singure mici stații de pompare). Presiunea scade pînă la cca 60/40 mmHg în arterele mici, la 40 mmHg în arteriole, la 15 mmHg în terminațiile venoase ale capilarelor și sub 10 mmHg în unele vene mari. Pulsul scade de asemenea și, de obicei, nu este detectabil în capilare. În procesul de reîntoarcere a sîngelui la inimă împotriva gravitației presiunea venoasă scăzută este compensată în parte de acțiunea mușchilor scheletici asupra pereților subțiri ai venelor, acțiune ce se exercită în timpul mișcărilor normale ale individului. Anumite valve unidirecționale din structura venelor alcătuiesc un sistem de „ecluze", în care presiunea externă împinge sîngele pînă la valva următoare, de unde el nu se mai poate întoarce.

Presiunea mai joacă încă un rol important. La nivelul capilarelor ea tinde să împingă lichidul prin pereții permeabili în mediul extracelular înconjurător. Dacă nu ar exista decît această presiune hidrostatică orientată spre exterior, volumul sîngelui circulant ar scădea rapid; în realitate, prin osmoză se asigură o presiune compensatoare orientată spre interior. Pereții capilarelor sînt impermeabili pentru proteine; plasma, conținînd o cantitate mare de proteine, exercită o presiune osmotică considerabilă (*presiune coloidosmotică* la nivelul pereților. Valoarea acesteia este mai mică decît presiunea hidrostatică a capilarelor „arteriale" și mai mare decît presiunea hidrostatică a capilarelor venoase, astfel încît schimburile nete dintre sînge și lichidul extracelular se desfășoară de la interior spre exterior în capilarele arteriale și dinspre spațiul extracelular spre interiorul capilarelor în cazul capilarelor venoase. Această ipoteză, formulată inițial de fiziologul englez Starling, a fost confirmată prin unele experiențe ingenioase ca cea prezentată în fig. 6-13. Capilarul a fost comprimat și i s-a măsurat presiunea internă. Totodată, s-a determinat rata cu care lichidul pătrunde în capilar (absorbție) și cea cu care părăsește capilarul (filtrare), prin viteza deplasării hematiilor înspre și dinspre punctul de compresiune.

Denumirile de „arterial" și „venos" s-au referit inițial la cele două extremități ale unui capilar. Se știe în prezent că numeroase capilare dintr-un țesut sînt inactivate în anumite momente prin constricție la extremitatea arteriolară; asemenea capilare sînt de fapt venoase din punctul de vedere al presiunii, iar cele deschise sînt arteriale. În acest fel, plasma sanguină, păstrîndu-și garnitura de proteine speciale și elementele celulare, se poate reînnoi în întregime pe seama lichidelor ce scaldă direct celulele. Nu este mai puțin adevărat, totuși, că difuziunea directă a unor molecule, ca glucoza și ureea, este mai importantă în repartizarea lor între plasmă și țesuturi decît transportul lor *în masă* într-un volum de solvent transferat pe cale osmotică sau mecanică.

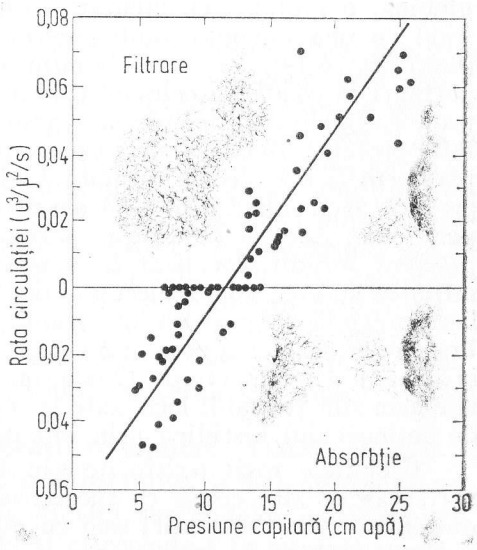


Fig. 6—13. Rata filtrării (sus) și a absorbției (jos) la nivelul capilarelor, în funcție de presiunea hidrostatică din capilare; determinările, prin metoda descrisă în text, aparțin lui Landis (după E.M. Landis, Am. J. Physiol., *82*, p. 217—238, 1927).

excitație, precum și pe aceea de a-l conduce cu predilecție, distribuindu-l apoi miocardului propriu-zis.

Conform teoriei miogene, la păsări și mamifere procesul de excitație apare în regiunea *nodulului Keith-Flack*. De aici el se răspîndește pe fața endocardică a ambelor atrii și apoi trece în grosimea miocardului atrial. După stimularea atriilor procesul de excitație pătrunde în *nodulul Aschoff-Tawara*, fără a exista vreo legătură de țesut specific între cei doi noduli. Mai departe el este transmis prin *fasciculul His* și rețeaua *Purkinje*.

La poikiloterme, procesul de excitație apare în regiunea sinusală, de unde se transmite la miocardul atrial și apoi la cel ventricular. Privitor la aceste animale a dăinuit multă vreme și interpretarea neurogenă a automatismului, în bună parte pentru că ganglionii nervoși sînt bine individualizați. Teoria neurogenă le atribuie și roluri diferite: ganglionii *Remak* ar fi excitatori, ai lui *Ludwig* inhibitori și ai lui *Bidder* tot excitatori (*n. ed. rom.*).

Transportul gazelor respiratorii. Una dintre funcțiile esențiale ale multor sisteme circulatorii este transportul oxigenului la nivelul celulelor și îndepărtarea dioxidului de carbon. Condițiile principale pentru îndeplinirea acestei funcții sînt: ca sistemul să fie alcătuit dintr-un lichid în care ambele gaze să fie solubile (cum este apa), ca lichidul să se deplaseze în măsură suficientă în raport cu celulele și cu regiunile de schimb gazos și ca gradientele maxime pentru echilibrare să fie permanente. Cu alte cuvinte, o soluție apoasă obișnuită, cum este plasma sanguină sau lichidul celomic, poate îndeplini această funcție *dacă* cerințele țesuturilor nu depășesc capacitatea sa de a menține O_2 și CO_2 în soluție. Cerințele depind, bineînțeles, de doi factori: volumul de celule deservit și nivelul activității lor metabolice. La animalele complexe și active, capacitatea de transport al oxigenului este mărită în mod spectaculos prin utilizarea unor purtători proteici speciali care se combină cu oxigenul. Solubilitatea oxigenului în plasma sanguină este de cca 0,3 volume %, la 37°C; prezența hemoglobinei, transportul protidic din sîngele mamiferelor, ridică această valoare la cca 20 volume %. Unele nevertebrate inferioare și, surprinzător, chiar și cîteva specii de vertebrate se pot dispensa de prezența pigmenților sanguini. Unele tipuri de pești antarctici posedă globule „roșii" complet lipsite de hemoglobină, întreaga cantitate de oxigen transportat aflîndu-se dizolvat în plasmă. Fenomenul se explică prin faptul că la temperaturi joase apa conține mai mult oxigen în soluție și, totodată, cerințele metabolice ale țesuturilor sînt considerabil reduse.

Transportorul de oxigen la toate celelalte vertebrate este hemoglobina, o proteină cu greutate moleculară de 68 000. Oxigenul este legat cu una sau mai multe molecule din grupa porfirinelor cu fier (*hem*) (fig. 6-14). Este deci înrudită chimic cu citocromii, atît de importanți în oxidările celulare (Stern și Nanney, cap. 8). Componenta proteică (globina) diferă de la o specie la alta, ca și majoritatea celorlalte proteine, dar la vertebratele superioare există întotdeauna 4 grupări hem la o moleculă proteică. Ciclostomii primitivi au proteina cu greutate moleculară cam de 4 ori mai mică și legată de o singură grupare hem. Aceeași situație se întîlnește și în cazul *mioglobinei*, un pigment înrudit, localizat în mușchii mamiferelor. Se pare deci că unitatea cu greutatea moleculară de 17 000 și asocierea ei cu gruparea hem prezintă o deosebită importanță; într-adevăr, hemoglobina vertebratelor se scindează ușor în 2 lanțuri cu greutate moleculară de 34 000 și apoi în 4 fragmente de 17 000, purtînd fiecare cîte un hem. Grupările hem sînt probabil localizate la suprafața moleculei; ele sînt legate de aminoacidul histidină prin intermediul atomului de fier.

Globulele roșii (eritrocite sau hematii) ce poartă hemoglobina vertebratelor sînt celule cu specializare avansată, care la maturitate nu sînt altceva decît mici saci cu pigment; cele de la mamifere sînt

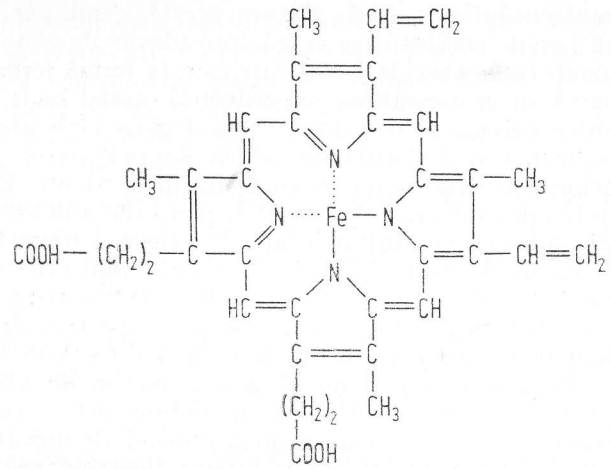


Fig. 6—14. Structura hemului, gruparea prostetică a hemoglobinei.

chiar lipsite de nuclee. Ele se formează în țesuturi speciale, în primul rînd măduva osoasă la mamiferele adulte, și au o viață scurtă în circulație (aproximativ 120 de zile la om). De aceea, necesitățile de reînnoire sînt fantastice: la om se produc și se distrug cca 2 milioane de globule roșii *în fiecare secundă*.

Pigmenții respiratori au apărut probabil pe diferite trepte evolutive; numeroase nevertebrate posedă hemoglobine cu grupări hem asemănătoare, dar cu componente proteice cu greutăți moleculare de peste un milion. Aceste molecule mari sînt libere în lichidul circulant și nu înglobate în celule. La unii viermi inelați se întîlnește clorocruorina, un pigment verde ce conține fier într-o grupare porfirinică diferită de cea din structura hemoglobinei. Mai există încă 2 pigmenți importanți la nevertebrate, la care metalul este legat direct de componenta proteică. În cazul hemocianinei, pigmentul respirator albastru caracteristic pentru numeroase moluște și artropode, metalul este cuprul, iar în hemeritrină (prezentă la cîteva specii de anelide și la alte nevertebrate) este fierul. Hemocianina este întotdeauna liberă în soluție, pe cînd hemeritrina este întotdeauna conținută în celule sanguine.

Combinarea oxigenului cu pigmenții respiratori. Trăsătura esențială a oricărui transportor proteic este capacitatea sa de a se combina *reversibil* cu oxigenul, captîndu-l la nivelul suprafețelor de schimb, unde concentrația este relativ mare, și eliberîndu-l în țesuturi, unde

concentrația oxigenului este mică. Natura acestei combinări este adeseori înțeleasă greșit. Oxigenul se leagă într-adevăr de grupările hem ale hemoglobinei, fără a oxida fierul care este în formă feroasă (Fe^{++}), fie că este, fie că nu este combinat cu oxigenul, astfel încît nici nu se pierd, nici nu se cîștigă electroni. Această legătură covalentă slabă dintre un grup hem și o moleculă de oxigen depinde de prezența proteinei; grupările hem singure nu se combină în acest fel. Ea mai depinde, bineînțeles, de cantitatea de oxigen disponibilă, adică de presiunea parțială a oxigenului și de afinitatea față de oxigen a pigmentului respirator (unele tipuri de hemoglobină se combină mai eficient cu oxigenul decît altele). Determinarea combinării oxigenului cu pigmenții respiratori se efectuează de obicei spectroscopic. Spectrul de absorbție al hemoglobinei reduse prezintă o bandă de absorbție lată la lungimi de undă joase (banda Soret) și un al doilea maxim de absorbție în regiunea centrală a spectrului. Cînd hemoglobina este oxigenată, în regiunea centrală apare în locul unei singure benzi de absorbție o pereche de benzi de absorbție intensă. Graficul ilustrînd cantitatea de hemoglobină combinată cu oxigenul, în funcție de presiunea parțială a acestuia (în sînge) reprezintă curba de echilibru a oxigenului (sau curba de disociere a oxihemoglobinei).

Cantitatea maximă de oxigen ce poate fi transportată este foarte diferită de la un organism la altul; hemoglobina umană transportă 20 volume la sută, la saturație, iar cea de la viermele *Arenicola*, numai 7 volume la sută. În general, la animalele active, capacitatea de transport este mult mai mare decît la cele sesile sau sedentare, care au rate metabolice mai scăzute. Se mai observă și alte asemenea corelații: mamiferele ce trăiesc la altitudine, ca și cele scufundătoare (focile), prezintă capacități de transport încă și mai mari decît la om. În al doilea rînd, alura curbei de disociere a oxihemoglobinei poate diferi și ea. La *Arenicola* saturația moleculelor de hemoglobină cu oxigenul are loc la presiuni parțiale scăzute (8—10 mmHg) ale acestuia în sînge, datorită afinității mari a acestui pigment pentru oxigen. Această proprietate a pigmentului respirator, în cazul menționat, este foarte utilă animalului, obligat să capteze oxigenul la presiunile parțiale foarte scăzute ce se întîlnesc în mîlul în care trăiește și să-l cedeze țesuturilor la tensiuni cu foarte puțin mai mici. O asemenea afinitate pentru oxigen nu ar fi însă eficientă în cazul unui mamifer, deoarece cedarea oxigenului nu ar fi posibilă la tensiunile de oxigen relativ mari ce există în mod normal în țesuturile mamiferelor.

Curba de echilibru în cazul hemoglobinei mamiferelor este sigmoidă, deși ne-am aștepta să fie o simplă hiperbolă. Complexitatea formei se datorește interacțiunilor dintre grupările hem, deoarece combinarea unei molecule de oxigen cu un grup hem face mai probabilă

legarea altei molecule de oxigen la al doilea hem și așa mai departe. Pigmenții cu o singură grupare hem (mioglobina) prezintă, într-adevăr, curbe de echilibru hiperbolice. Trăsătura esențială a curbei hemoglobinei mamiferelor este faptul că saturația aproape completă se atinge la valori ale tensiunii oxigenului caracteristice pentru alveolele pulmonare (cca 100 mmHg, puțin sub valoarea presiunii parțiale a oxigenului în atmosferă) și că eliberarea oxigenului are loc în proporție considerabilă la valorile tensiunii tisulare, cuprinse între 5 și 30 mmHg în diferite sisteme capilare.

Afinitatea pigmenților sanguini pentru oxigen este afectată și de alți factori, dintre care cel mai important este *p*H-ul sanguin. Cînd CO_2 format în procesele metabolice ale celulelor trece în sîngele din capilare, o mare parte din el formează acid carbonic (H_2CO_3), a cărui disociere scade *p*H-ul sîngelui. Hemoglobina umană, ca și alte forme de hemoglobină, manifestă o afinitate scăzută pentru oxigen la concentrații mari de ioni H^+, iar deplasarea curbei de echilibru în acest caz poartă numele de *efect Bohr*. Fenomenul ușurează de fapt funcția de transport, deoarece scăderea *p*H-ului, cauzată de consumul O_2 la nivelul țesuturilor face ca sîngele să elibereze mai mult oxigen decît la *p*H-uri mai mari. Pe de altă parte, eliminarea CO_2 prin plămîni mărește afinitatea pentru oxigen în regiunea de captare a acestuia[37].

Transportul dioxidului de carbon. Sîngele transportă mult mai mult dioxid de carbon decît ar fi de așteptat, și anume pînă la 60 volume la sută, față de 2,5 cît ar putea fi transportat în soluție, la presiunile parțiale ale CO_2 în sînge. Evident, cea mai mare parte de CO_2 nu se află ca atare în soluție, dar el nu este transportat nici de hemoglobină (care se combină numai cu cantități mici de CO_2). Cea mai mare cantitate de CO_2 se află sub forma ionului bicarbonic (HCO_3), combinat cu diferiți cationi. Combinarea CO_2 cu apa pentru a forma H_2CO_3 este în mod normal foarte lentă, dar eritrocitele vertebratelor conțin o enzimă (anhidraza carbonică) ce catalizează această reacție;

[37] Influența *p*H-ului, deci a cantității de CO_2 și ioni de H^+ liberi în fixarea și cedarea oxigenului de pe hemoglobină, a fost stabilită de fizicianul Bohr și acest efect poartă numele de *efect Bohr*.

Un efect similar s-a stabilit și pentru pigmenții respiratori de la nevertebrate, cu evidență netă acolo unde tensiunea parțială a CO_2-ului este mai mare ca aceea de la nivelul membranelor respiratorii. Curios este faptul că nu toate animalele prezintă *efectul Bohr* (unele sipunculide, anelide și unii pești), ci mai degrabă un *efect Bohr invers*, din moment ce CO_2 în concentrație mare grăbește fixarea oxigenului de pigmenți. Acest fenomen s-a interpretat ca fiind un proces de adaptare a animalelor care trăiesc în mîl sau în ape stagnante, în lemnul copacilor sau în tractul intestinal, unde tensiunea parțială a oxigenului este joasă (*n. ed. rom.*).

astfel, practic întreaga cantitate de ioni bicarbonici se formează în eritrocite, după ecuația generală:

$$H_2O + CO_2 \underset{\text{carbonică}}{\overset{\text{anhidraza}}{\rightleftharpoons}} H_2CO_3 \rightleftarrows H^+ + HCO_3^-.$$

Pe măsură ce ionii bicarbonici astfel produși părăsesc eritrocitul pe baza gradientului de concentrație, ionii Cl^- le iau locul. Rămîne problema ionilor H^+ produși în disociere, care intraeritrocitar reprezintă o cauză posibilă a scăderii considerabile a *p*H-ului. Această modificare de *p*H este limitată printr-un sistem tampon extrem de eficient din care face parte hemoglobina. Cînd nu este combinată cu oxigenul, hemoglobina este slab acidă (HHb) dar hemoglobina oxigenată ($HHbO_2$) prezintă o aviditate mai mare disociind ioni H^+ mult mai ușor. Aciditatea diferită a hemoglobinei în cele două stări echilibrează aproape complet variațiile concentrației ionilor H^+ formați din acidul carbonic. Astfel, în țesuturile în care se produce H_2CO_3, concentrația crescută de H^+ ce ia naștere este contrabalansată prin legarea H^+ la hemoglobină, care după ce a cedat oxigenul devine astfel slab acidă iar la nivelul plămînilor, scăderea concentrației ionilor H^+ (datorită convertirii H_2CO_3 în H_2O și CO_2) este echilibrată de disocierea mai activă a HbO_3, formată prin oxigenarea hemoglobinei. Hemoglobina neoxigenată și hemoglobina oxigenată formează deci un sistem tampon, care reglează *p*H-ul atît în țesuturi, cît și la nivelul plămînilor.

Deși gazele respiratorii, O_2 și CO_2, sînt transportate pe căi diferite, mecanismele lor de transport interacționează astfel, creșterea cantității de CO_2 în țesuturi facilitează eliberarea oxigenului iar combinarea oxigenului cu hemoglobina afectează constanta de disociere a acesteia facilitînd eliberarea ionilor de hidrogen, la nivelul plămînilor unde concentrația acestuia scade.

Controlul circulației. În legătură cu reglarea fluxului circulator se ridică mai multe probleme. În primul rînd, volumul potențial al capilarelor este mult mai mare decît volumul total al sîngelui. În al doilea rînd, țesuturile își modifică în timp cerințele de oxigen și substanțe nutritive. Evident, organismul, ca întreg, nu-și poate permite să supraalimenteze o regiune în detrimentul alteia, și ca urmare repartizarea sîngelui trebuie controlată cu precizie în multe privințe. Acesta este un exemplu elocvent, dar nicidecum izolat, de reglare integratoare a unei funcții a organismului.

Circulația unui lichid pompat printr-un sistem de „conducte" poate fi reglată pe trei căi diferite: se poate modifica fie frecvența cu care funcționează pompa, fie volumul pompat la fiecare ciclu, fie diametrul conductelor cu modificarea consecutivă a repartizării lichidului. Sistemul circulator al vertebratelor utilizează toate trei tipurile de control.

Inima, deși poate bate și în stare izolată, este totuși inervată de nervi cu 2 origini diferite, și anume: de un nerv cranian (nervul vag) cu originea în trunchiul cerebral, pe de o parte și de sistemul simpatic, pe de altă parte. Stimularea nervului vag determină inhibarea sau încetinirea bătăilor inimii; o ingenioasă experiență efectuată de Otto Loewi în 1920 (p.335) a demonstrat că acest efect se datorește eliberării unui mediator chimic, identificat ulterior cu acetilcolina. Stimularea sistemului simpatic, pe de altă parte, accelerează bătăile inimii. Ambele categorii de nervi reglatori sînt controlate de centri din mielencefal: stimularea unor zone specifice poate evoca cardioaccelerare a sau cardioinhibiția[38].

Pe lîngă aceasta însă, inima își poate regla anumite funcții cu ajutorul cantității de sînge reîntors prin sistemul venos. Cînd umplerea ventriculelor în timpul sistolei este rapidă și extensivă, contracția este mai puternică decît în cazul unei umpleri parțiale. Acest fenomen, denumit legea lui Starling, după numele celui ce l-a descoperit, permite ca volumul pompat să țină pasul cu volumul ce se reîntoarce pe cale venoasă, deși „in vivo" reglajul este mascat de sistemele nervoase de control[39].

Mușchii netezi din pereții arterelor și ai arteriolelor beneficiază de asemenea de inervație. Cele mai bine definite elemente ale acestei inervații sînt nervii simpatici, care, atunci cînd sînt stimulați, determină contracția mușchilor netezi arteriolari, restrîngînd astfel, prin *vasoconstricție*, fluxul sanguin din regiunea respectivă. Dilatarea locală a vaselor poate fi de asemenea realizată, cu ajutorul unor nervi motori parasimpatici și prin activitatea unor nervi senzitivi locali. Mecanismele vasomotorii sînt controlate la nivel central de anumite zone din

[38] În privința centrilor nervoși care controlează activitatea sistemului cardiovascular s-a descoperit că în bulb (mielencefal) există: *doi centri cardiomotori* — unul *cardioaccelerator* și celălalt *cardioinhibitor*, precum și *doi centri vasomotori*: unul *vasoconstrictor* și altul *vasodilatator*. Toți acești patru centri sînt cuplați între ei și ca urmare se pot *influența reciproc*.

Asupra centrilor bulbari pot avea o influență considerabilă și impulsurile care vin de la diferiți alți centri nervoși și mai ales de la *centrii vegetativi* superiori din hipotalamus, precum și de la scoarța emisferelor cerebrale. Sînt bine cunoscute efectele produse asupra inimii de unele stări de excitație ale centrilor superiori, ca de pildă, cele prin care trec elevii, studenții etc. în timpul unor examene sau cu ocazia unei manifestări în public (*n. ed. rom.*).

[39] Legea lui Starling arată că forța de contracție a miocardului este proporțională cu gradul de umplere a cavităților cardiace, deci cu întinderea inițială a fibrelor miocardice. În consecință, dacă volumul ventricular este mărit la sfîrșitul diastolei, sistola ventriculară va dezvolta o forță de ejectare mai mare și o cantitate mai mare de sînge va fi împinsă în aortă, ceea ce asigură adaptarea debitului cardiac la nevoile circulatorii crescute: în primul rînd, printr-un mecanism propriu cardiac (*n. ed. rom.*).

mielencefal, exact ca și ritmul inimii; anumite leziuni în regiuni specifice pot produce dilatarea vaselor periferice (și scăderea consecutivă a presiunii sîngelui), întrerupînd fluxul normal al funcționării nervilor vasoconstrictori.

Care sînt semnalele provenite din sistemul circulator ce pun în mișcare aceste sisteme integratoare? În principiu, ele sînt de două tipuri: semnale chimice, legate de concentrația oxigenului și a dioxidului de carbon în sînge, și semnale mecanice, legate de presiunea sîngelui. Anumite terminații senzitive din aortă și din carotide (în așa-numitele „zone reglexogene") semnalizează creșterea presiunii sîngelui, iar răspunsul integrator este o scădere a ritmului cardiac și vasodilatația, mai ales a capilarelor din organele interne; astfel, presiunea se echilibrează. Dimpotrivă, scăderea „spontană"a frecvenței semnalelor emise de către terminațiile nervoase atunci cînd presiunea sîngelui scade, produce efecte opuse. Pe de altă parte, cînd crește presiunea *venoasă*, mai ales la nivelul plămînilor, alți receptori sensibili la presiune inițiază accelerarea bătăilor inimii, iar rezultatul este un transfer mai rapid al sîngelui în partea arterială a circulației. Concentrațiile mari de dioxid de carbon sînt detectate de anumiți receptori cu localizare arterială, iar răspunsul reflex este accelerarea bătăilor inimii, vasoconstricția și, ca urmare, activarea circulației. Gazele dizolvate pot, de asemenea, să afecteze direct unii neuroni din anumiți centri medulari. Întreaga gamă de reflexe menține presiunea sîngelui între anumite limite de siguranță. În cazul unor procese patologice, de exemplu al unei hemoragii care determină pierderi din volumul de sînge, sau în perioadele cu cerințe metabolice sporite are loc prin aceste procese integratoare redirijarea sîngelui în anumite regiuni pentru controlul temperaturii sau pentru satisfacerea unor nevoi locale de oxigen. Aceste fenomene demonstrează încă o dată necesitatea integrării problemelor de fiziologie a organismelor pluricelulare și că pînă și cea mai banală funcție metabolică la aceste organisme se află sub control general. Vom trece în continuare la analiza naturii specifice a sistemelor de control.

7

Integrarea

Oricît de precis ar realiza mecanismele dezvoltării o populație echilibrată de celule diferențiate, oricît de exact ar fi dispuse acestea unele față de celelalte, *funcționarea corespunzătoare a întregului nu ar fi posibilă* fără existența unui schimb permanent de informații între celule. În esență, acesta este conținutul noțiunii de integrare. Din cele de mai sus, ne putem da seama că nu este pentru prima dată cînd ne întîlnim cu problema integrării în studiul organismelor. De exemplu, am arătat deja că pe tot parcursul dezvoltării, în timpul creșterii embrionare, sînt prezente fenomenele de reglaj, printre care amintim coeziunea celulelor și interacțiunile inductive dintre țesuturi învecinate. Asemenea schimburi de informații ar putea să presupună chiar transferul unor molecule specifice sau, dimpotrivă, ar putea depinde numai de ordinea moleculelor din spațiile intercelulare.

La organismul adult se pot produce interacțiuni directe între celule, pe diferite căi. La plante, la care absența lichidelor extracelulare circulante și prezența pereților celulozici ridică dificultăți deosebite în calea comunicării la distanță, interacțiunile dintre celule se realizează de obicei prin comunicarea directă. După cum am arătat în cap. 5, în majoritatea țesuturilor vegetale o mare parte a celulelor alăturate sînt legate prin plasmodesme, punți protoplasmatice ce străbat mici perforații din pereții celulozici. Aceste canale de comunicație permit schimbul unor substanțe diverse, unele dintre ele avînd cu siguranță conținut informațional, în sensul că servesc drept stimuli pentru modificarea comportamentului celulelor. Asemenea transmisie este posibilă ori de cîte ori există continuitate celulară, ca în cazul țesuturilor *sincițiale*. Este important să observăm că astfel de conexiuni nu sînt întotdeauna evidente structural. De pildă, s-a demonstrat producerea mai multor tipuri de interacțiune electrică între nervi și celule epiteliale, între care nu există nici o conexiune sau joncțiune evidentă; este totuși posibil să se demonstreze că celulele au un potențial electric

de membrană cu rol în coordonarea activităților lor. Cel mai răspîndit și eficace mijloc de comunicare între celule este transferul de substanțe chimice. În cele mai simple cazuri, moleculele implicate pot fi lipsite de un conținut informațional specific: comunicarea chimică a apărut probabil, pur și simplu, în reglarea competiției dintre celule pentru substanțele nutritive, sau pentru producția de metaboliți. Asemenea substanțe pot face ca o celulă dată să devină dependentă de alte celule pentru creștere sau pentru alte funcții ale sale. Astfel, ecloziunea ouălor unor pești marini este inhibată de cantități mari de trimetilamină produs de excreție ce se acumulează cînd există multe ouă într-un spațiu restrîns. Dioxidul de carbon, alt produs al metabolismului celular, are rol important în numeroase fenomene de modulare intercelulară, de exemplu prin controlul pe care îl exercită asupra ritmului respirator, la numeroase animale, sau asupra procesului transpirației la plante.

Majoritatea căilor de comunicație pe care le-am amintit sînt eficiente în cazurile de contact direct sau apropiat. La organismele pluricelulare mari și complexe apare însă necesitatea unei coordonări bazate pe acțiune la distanță. Mesajul reglator trebuie adeseori să fie transmis la distanțe mari și în scurt timp. De aceea, toate organismele complexe și-au dezvoltat, într-o măsură mai mare sau mai mică, sisteme specializate de comunicare în vederea integrării. În aceste cazuri anumite celule sînt diferențiate exclusiv în vederea funcției integratoare. Ca regulă generală, comunicarea intercelulară se realizează prin substanțe chimice specifice cu rol de mesageri; hormonii puși în libertate de glandele endocrine în sîngele circulant sînt un exemplu în acest sens. Comunicarea prin intermediul nervilor constituie un caz special, în care se folosesc semnale electrice, care asigură eliberarea mai rapidă a anumitor substanțe chimice specifice pe căi mai limitate spațial. Aceste mecanisme integratoare, ca și influența lor asupra comportamentului întregului organism constituie obiectul prezentului capitol.

CONTROLUL HORMONAL

Majoritatea biologilor acceptă împărțirea principalelor sisteme integratoare în două categorii: *hormonale* (sau umorale) și *nervoase*.

Primul sistem operează prin intermediul unor substanțe chimice specifice, vehiculate de obicei prin soluțiile din spațiile intercelulare (sau din interiorul celulelor). Al doilea sistem este bazat pe transmisia electrică a unor impulsuri în lungul fibrelor nervoase.

Deși uzuală și adesea utilă, această împărțire este oarecum artificială. Aproape întotdeauna nervii comunică cu alți nervi sau cu mușchii, eliberînd un mesager chimic la nivelul terminației lor. În cazul plăcii motoare dintr-o fibră musculară scheletică a unui mamifer, o moleculă de acetilcolină trebuie să străbată o distanță de cca 300 Å pentru a-și exercita efectul său specific asupra fibrei musculare. O moleculă de adrenalină eliberată în sînge poate străbate însă distanțe de peste 1 m înainte de a ajunge în zona stimulatoare cardiacă unde determină accelerarea bătăilor inimii. Calea străbătută de adrenalină este de vreo 30 de milioane de ori mai lungă, și totuși, în principiu, nu în aceasta constă diferența dintre cele două sisteme, ci în faptul că reglarea nervoasă, interpunînd o linie de comunicație specifică, face ca eliberarea mesajului chimic să fie mai rapidă și cu destinație specifică. Astfel, hormonii cu distribuție difuză asigură o integrare cu caracter predominant *temporal*, modificînd activitatea efectorilor în funcție de timp. Ca și inductorii embrionari, sistemul nervos, mediind mesaje cu „adresă" foarte precisă, poate funcționa și în integrarea activităților unor regiuni specifice; cu alte cuvinte, poate realiza o integrare *spațială*.

Chiar și în sfera reglajelor pur chimice termenul de *hormon*, în parte din cauza istoriei sale, ridică unele probleme de definiție. Primul hormon care a fost caracterizat cu precizie a fost cel care stimulează secreția pancreatică din tractul digestiv al vertebratelor. În loc să elibereze continuu enzime digestive în căile ce conduc în intestinulsubțire, pancreasul este în mod normal în repaus și inițiază secreția nu mai atunci cînd animalul a ingerat hrană. Pavlov, care a demonstrat că această secreție pancreatică se datorește acidității intestinului subțire, considera că ea ar fi reglată pe cale nervoasă. Bayliss și Starling au demonstrat însă (în 1902) că stimulul poate fi transmis de la o ansă intestinală la pancreas chiar dacă au fost eliminate toate conexiunile nervoase dintre cele două structuri. Ei au reușit să extragă din mucoasa gastrică o substanță care, injectată în sînge, stimulează secreția pancreatică[40].

În urma unor descoperiri ulterioare, hormonii animali au fost definiți în general ca substanțe chimice prezente în sînge, produse de către țesuturi specializate și care influențează activitatea altor țesuturi aflate la distanță. Definiția este însă restrictivă. În cazul plantelor, există substanțe care funcționează evident în același sens, deci în absența sîngelui. De asemenea, ce conținut are noțiunea „la distanță"? Am fi tentați să excludem, pe baza definiției de mai sus,

[40] Bayliss și Starling au dedus că: HCl gastric în contact cu epiteliul duodenal activează un produs al acestor celule, *prosecretina*, transformînd-o în *secretină*, care se varsă în sînge și pe această cale ajunge să excite celulele pancreatice exocrine (*n. ed. rom.*).

mediatorii sinaptici ai nervilor, care nu sînt transmiși prin sînge și care numai în anumite cazuri excepționale se difuzează la distanțe care depășesc considerabil 300 Å. În ceea ce ne privește, iată ce considerăm noi drept criterii pentru clasificarea ca hormoni a unor substanțe: acțiunea lor asupra a cel puțin cîtorva celule țintă; vehicularea lor printr-un sistem vascular sau în mod liber în absența acestuia; sinteza lor numai de către anumite celule; și funcții specifice evidente în comunicare. Se exclud astfel unele substanțe, cum ar fi dioxidul de carbon, despre care s-ar putea afirma că are o acțiune de tip hormonal asupra mecanismului de reglaj al respirației, dar care este un produs metabolic nespecific al celulelor.

Ca ilustrare, și nu pentru memorare, prezentăm în fig. 7-1 un tabel ce scoate la iveală diversitatea substanțelor cu rol de hormoni la animale. Din punctul de vedere al structurii moleculare, hormonii prezintă o varietate considerabilă, dar un singur hormon poate avea numeroase funcții diferite. Cu alte cuvinte, există mai multe funcții de comunicare necesare organismelor decît numărul hormonilor existenți. Din aceasta decurge un important principiu al funcțiilor hormonale, și anume că specificitatea de acțiune a oricărui hormon rezidă, în esență, în celula țintă si nu în mesajul chimic. Molecule foarte diferite pot îndeplini funcții hormonale analoage la diferite organisme și, pe de altă parte, unul și același hormon poate avea efecte diametral opuse acționînd pe două celule diferite ale aceluiași organism. Cu alte cuvinte, în timpul evoluției, au apărut raporturi de comunicare prin dezvoltarea unor celule diversificate din punctul de vedere al receptivității lor la acțiunea aceluiași hormon și nu prin formarea de molecule care să satisfacă orice nouă cerință de comunicare.

Funcțiile principale ale hormonilor pot fi împărțite în mare ca fiind legate: 1) de creștere și diferențiere, 2) de reglarea mediului intern și 3) de reglarea comportamentului. Aceste grupe de funcții nu se exclud în întregime; ultimele două au multe aspecte în comun, cum putem vedea, de exemplu, în cazul adrenalinei, care controlează în mare măsură comportamentul unui mamifer, dar exercită și o serie de reglaje interne. Totuși, împărțirea este utilă și poate servi ca punct de plecare.

Considerăm că orice încercare de prezentare a unui catalog complet al hormonilor și al acțiunii lor este inutilă și chiar derutantă. Ni se pare mai logic să dezvoltăm conceptul de hormon *ca sistem de comunicare* operînd în grupe de funcții înrudite, prin examinarea cîtorva exemple. Dintre acestea, ne vom ocupa mai întîi de sistemele ce controlează o diversitate de funcții în creșterea plantelor și apoi de cele ce reglează constanța mediului intern la vertebratele superioare.

Sursa	Hormonii	Identitatea chimică	Funcții
Adenohipofiza	ACTH	Proteină, 39 aminoacizi	Reglarea corticosuprarenalei
	Intermedina (MSH)	Polipeptidă, 9 aminoacizi (parte a secvenței ACTH-ului)	Reglarea cromatoforilor
	Hormonul de creștere	Proteină, greutatea moleculară 48 000	Stimularea creșterii osoase și musculare
	Hormonul tireotrop (TSH)	Proteină, greutatea moleculară 10 000	Reglarea secreției tiroidiene
	Hormoni lactogeni, stimulatori ai foliculului și luteotrop	Proteine, toate cu greutatea moleculară peste 25 000	Controlul reproducerii
Neurohipofiza	Oxitocina și vasopresina (ADH)	Polipeptide, 8 aminoacizi	Controlul contracțiilor uterine și al lactației; stimularea reținerii de apă
Tiroida	Tiroxina		Promovarea creșterii și controlul metabolic
Tractul gastrointestinal	Diferiți hormoni (gastrina, Necunoscut secretina, etc.)		Reglarea secreției
Gonadele și corticosuprarenalu	Steroizi (numeroase tipuri)	(Modelul structural; săgețile indică pozițiile de substituție)	Diferite reglaje sexuale, controlul echilibrului hidrosalin și al metabolismului glucidic
Medulosuprarenala	Adrenalina (primar)		Vasodilatație, stimulare cardiacă
Diferiți neuroni		Alte amine	Acțiuni „locale" musculare etc.
Pancreasul	Insulina	Proteină, greutatea moleculară 6 000, secvență de aminoacizi cunoscută	Metabolismul glucidic
Paratiroidele	Parathormonul	Proteină, greutatea moleculară peste 4 000	Reglarea metabolismului calciului

Fig. 7–1. Sursa, natura chimică și acțiunea grupelor principale de hormoni la vertebrate.

Controlul hormonal al creşterii plantelor

În cap. 5 am subliniat faptul că la plante, spre deosebire de majoritatea animalelor, creşterea este, în mod caracteristic, un sistem „deschis". Nu există nici o perioadă embrionară, în sensul strict al cuvîntului, ci un proces de creştere şi diferenţiere pe parcursul întregii vieţi, ce are loc în regiunile de diviziuni active (meristeme), localizate la vîrfurile rădăcinilor şi ale tulpinilor şi în cambiu sau în meristemele intercalare. O consecinţă importantă a acestui fapt este că el oferă plantei o cale deosebită de răspuns la mediu. Crescînd în mod continuu şi fiind sesile, plantele nu sînt confruntate cu problema deplasării în spaţiu şi se pot adapta doar prin modificarea vitezei de creştere. De fapt, hormonii reprezintă principalul mecanism integrator ce guvernează raporturile plantei cu mediul său imediat, oferindu-i posibilitatea unui control remarcabil al ratei de creştere.

Principala grupă de hormoni vegetali de creştere sînt *auxinele*. Denumirea a fost iniţial atribuită unei diversităţi de presupuse substanţe naturale, s-a demonstrat însă că toate auxinele sînt derivaţi ai acidului indolil-3-acetic (IAA) (fig. 7-2). IAA este produs în general de celulele apicale, angajate în diviziuni celulare active. Hormonul se deplasează în josul tulpinii (deşi în anumite împrejurări se poate deplasa şi ascendent), de obicei de la o celulă la alta. Poate fi colectat secţionînd tulpina la cîţiva milimetri de vîrf şi plasînd fragmentul, cu planul secţiunii pe un bloc de agar. Pe măsură ce auxina coboară în tulpină, ea difuzează în agar şi efectele sale pot fi studiate prin aşezarea blocului de agar pe suprafaţa secţionată a unei alte plante, astfel încît auxina să pătrundă în celulele adiacente, coborînd apoi în lungul tulpinii. Dacă blocul este aşezat numai pe o jumătate din suprafaţa secţiunii tulpinii decapitate, partea acoperită creşte mai repede decît cealaltă, producîndu-se o curbare pronunţată a vîrfului (fig. 7-3). Acestea sînt de fapt experienţele prin care s-au descoperit hormonii de creştere difuzibili ai plantelor, identificaţi ulterior cu acidul indolil-3-acetic.

Efectele auxinelor asupra ţesuturilor vegetale sînt variate. De obicei, auxina stimulează creşterea; răspunsul implică, în principal, alungirea celulelor, dar în unele cazuri este accelerată şi diviziunea celulară. Soiurile pitice ale unor plante produc adesea cantităţi mai mici de auxină decît soiurile normale, iar aplicarea unor blocuri de

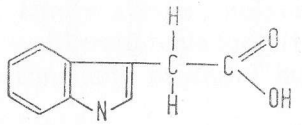


Fig. 7—2. Formula structurală a acidului indolil-3-acetic.

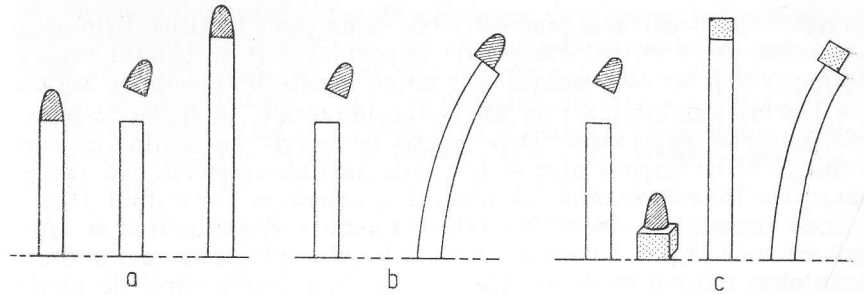


Fig. 7—3. Testarea efectelor auxinei. *a*) Creşterea este întîrziată prin îndepărtarea vîrfului coleoptilului şi accelerată prin repunerea acestuia în poziţie. *b*) Vîrfurile plasate pe o singură parte determină o alungire unilaterală. *c*) Auxina difuzează într-un bloc de agar, care se utilizează apoi pentru provocarea alungirii sau a curbării (după A. Gorbman şi H.A. Bern, *A Textbook of Comparative Endocrinology*, Wiley, 1962).

agar cu auxină în exces la plante al căror vîrf de creştere a fost tăiat poate produce o crestere a lungimii internodurilor. S-a mai demonstrat că auxina este importantă în formarea frunzelor, în iniţierea creşterii rădăcinilor şi în declanşarea creşterii celulelor din cambiul plantelor lemnoase.

Acţiunea auxinei însă, ca şi a multor hormoni animali, nu este întotdeauna pozitivă; răspunsul depinde de celula efectoare. Două sisteme foarte diferite demonstrează acest fapt: să considerăm mai întîi radicula şi tulpiniţa formate în cursul germinării seminţei, care se dezvoltă, ambele, orizontal. Auxina se acumulează în partea de jos, ceea ce determină o alungire accelerată a celulelor de pe partea de jos a tulpinii, care, de aceea, se curbează în sus (geotropism negativ). Aceeaşi localizare a auxinei produce însă în cazul rădăcinii efectul opus: creşterea este inhibată în partea de jos a rădăcinii, astfel încît răspunsul la gravitaţie este pozitiv.

O diferenţă asemănătoare în sensibilitatea ţesuturilor ţintă la auxină stă la baza unei serii de acţiuni *corelate* care integrează diferitele modalităţi de creştere ale întregii plante. Cel mai bine cunoscut efect de acest tip este fenomenul *dominanţei apicale*, observat la numeroase plante. Dacă se îndepărtează vîrful unei tulpini în creştere, se produce o accelerare a creşterii mugurilor laterali. Înlocuirea vîrfului printr-o pastă cu auxină împiedică din nou creşterea laterală, deşi martorii experienţei dovedesc că o pastă fără auxină nu are acest efect. Dominanţa apicală este efectul auxinei produse în meristemul apical, care, la rîndul său, afectează regiunile de creştere ale mugurilor laterali.

În plus, o regiune de creştere dată poate fi sensibilă la diferenţe ale concentraţiei de auxină: o anumită concentraţie poate determina accelerare, dar o cantitate prea mare determină inhibiţia procesului

de creștere. Concentrația prag diferă de la un țesut la altul. Prin aceasta, auxina joacă un rol extrem de important atît în reglajul ratei de creștere, cît și în coordonarea dinamicii creșterii diferitelor regiuni.

Bineînțeles, lumina este un factor important în reglarea dezvoltării plantelor superioare. Dependența lor totală de lumină ca sursă de energie a dat naștere unei serii de adaptări ale creșterii, care conferă aparatului fotosintetizator al plantei o orientare favorabilă față de sursa de lumină. De obicei, frunzele sînt astfel dispuse încît să se suprapună cît mai puțin, iar majoritatea tulpinilor plantelor manifestă un fototropism extrem de sensibil, crescînd chiar înspre surse de lumină difuză. Baza acestor reacții constituie una din cele mai vechi probleme ale fiziologiei plantelor. Se știe că vîrfurile de creștere ale tulpinilor tinere (ale coleoptilului de ovăz, de exemplu) se curbează spre lumină. În mai puțin de o oră de la momentul expunerii de scurtă durată la o lumină slabă (10 watt, timp de 60 s), această curbare este evidentă. Țesutul fotosensibil este localizat în primul milimetru de la vîrf. Determinarea spectrului de acțiune (acțiunii diferite a luminii de diferite lungimi de undă) indică faptul că pigmentul fotosensibil ar fi un carotenoid, ca în cazul pigmenților vizuali la animale, deși unii cercetători consideră că ar fi vorba de o flavină. Curbarea tulpinii se aseamănă cu cea care se produce prin aplicarea unui bloc de agar cu auxină pe una din părțile unei tulpini cu vîrful tăiat și menținute la întuneric (p.271). Se poate emite ipoteza că lumina incidentă lateral determină concentrații mai mari de auxină imediat sub vîrful de creștere, cu valoarea cea mai mare în partea umbrită.

La producerea acestei concentrații diferențiate ar putea contribui mai mulți factori: lumina ar putea distruge sau inactiva auxina (sau un precursor al acesteia) pe partea expusă luminii, ar putea interfera cu sinteza auxinei sau ar putea determina deplasarea laterală a auxinei înspre partea aflată în umbră. Prima posibilitate a fost considerată ca cea mai probabilă, pînă nu de mult. Totuși, determinarea corectă a cantității de auxină ce poate fi înglobată într-un bloc de agar aplicat pe o tulpină secționată iluminată lateral demonstrează că în plantă trece aceeași cantitate ca și în cazul martorilor menținuți la întuneric; distribuția acestei cantități este însă diferită: ea scade treptat dinspre partea umbrită înspre cea luminată. Așadar, deplasarea laterală (fie a auxinei, fie a unui precursor, fie a unui intermediar în sinteza acesteia) trebuie luată în considerație. Se pot sconta informații interesante din cercetarea legăturii biochimice dintre iluminare și acest transport lateral.

Auxina nu este în nici un caz singurul hormon cu efecte semnificative asupra creșterii plantelor. Un alt grup de substanțe cu asemenea efecte sînt *giberelinele*, izolate pentru prima dată dintr-o ciupercă parazită la plantele de orez. Acești compuși produc multe din efectele auxinelor, în special asupra alungirii celulelor, deși în multe privințe se deosebesc de auxine. Uneori ei sînt eficienți în cazurile în care auxinele nu sînt, și reciproc se pare că joacă un rol important în procesul înfloririi la unele plante. Unul din aspectele interesante legate de acțiunea giberelinelor este influența lor spectaculoasă și uneori selectivă asupra creșterii multor plante pitice. Există în prezent suficiente motive să le considerăm ca reglatori naturali ai creșterii multor plante.

În rezumat, auxinele și cîteva alte substanțe naturale, exercită un control hormonal asupra creșterii plantelor, menținînd viteza și tipul de creștere adecvate cerințelor mediului. Aceste efecte se produc în mare parte, prin *alungirea* celulelor sub influență hormonală. Ce se întîmplă însă cu *numărul* de celule? Este clar că și reglarea ratei diviziunilor este un aspect important al controlului creșterii. Printre substanțele care s-au dovedit a avea o acțiune asupra mitozelor celulare se numără un derivat purinic, *kinetina*, care exercită efecte spectaculoase de inițiere a diviziunilor în anumite țesuturi vegetale.

Controlul reproducerii plantelor

La plante, chiar în mai mare măsură decît la majoritatea animalelor, pentru reușita reproducerii este esențială maturarea sincronă a gameților masculi și a celor femeli. Aceasta se poate realiza prin interacțiunile specifice dintre țesuturi, care fac ca diferențierea structurilor de reproducere și a gameților de sex opus să se desfășoare în paralel. De cele mai multe ori, maturarea organelor reproductive de ambele sexe se află sub un control comun din partea mediului. Poate cel mai bine cunoscut exemplu de acest gen este oferit de ciuperca acvatică *Achyla* la care reproducerea depinde de acțiunea succesivă a patru hormoni, care circulă între miceliul mascul și cel femel (fig. 7-4). Primul dintre acești hormoni, eliberat de miceliul femel, determină diferențierea hifelor anteridiale. La rîndul lor, aceste ramificații produc un al doilea hormon, care induce formarea organelor reproducătoare femele (ovogonii). Ovogoniile produc apoi al treilea hormon, care cauzează creșterea chemiotropă a anteridiilor spre miceliul femel; în acest timp anteridiile produc un al patrulea hormon, care determină diferențierea ulterioară a ovogoniilor.

Să facem o mică paranteză: poate că nu e tocmai corect să considerăm de natură hormonală comunicarea *dintre indivizi* prin intermediul unor substanțe chimice. Totuși, mulți „hormoni sociali" (denumiți uneori *feromoni*) au putut fi identificați pînă în prezent. De exemplu, termitele din castele de reproducere („regii" și „reginele") secretă o substanță, care, cînd este linsă de pe corpul lor de indivizii reproducători secundari încă nediferențiați din colonie, *împiedică* diferențierea

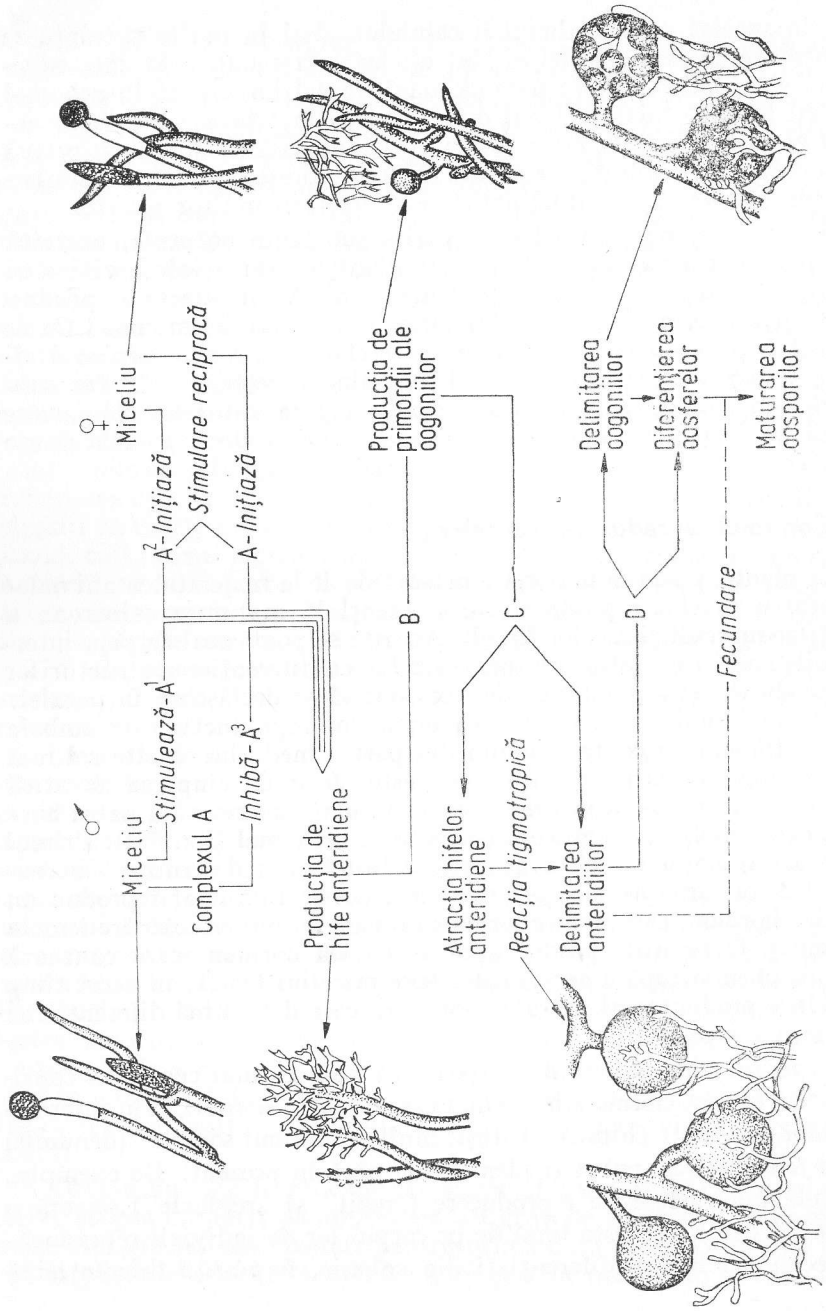


Fig. 7—4. Controlul hormonal al diferențierii în vederea reproducerii la ciuperca acvatică *Achyla* (după J.R. Raper, American Scientist, 39, p. 110, 1951).

sexuală a acestora. Dacă se îndepărtează regele și regina, reproducătorii secundari își desăvîrșesc diferențierea. Dacă însă regele și regina sînt doar separați de colonie printr-o plasă prin care pot fi linși de către reproducătorii secundari, diferențierea sexuală a acestora din urmă este din nou împiedicată.

La plantele superioare mecanismele implicate în formarea florilor nu comportă asemenea interacțiuni *între indivizi*, în schimb mediul le impune o anumită periodicitate. S-a descoperit (prin 1920) că factorul de mediu responsabil de declanșarea înfloririi este lumina, iar lungimea zilei variază în funcție de anotimp. Asemenea răspunsuri *fotoperiodice* se cunosc în prezent și la numeroase animale. S-a observat apoi că majoritatea plantelor se încadrează în una din următoarele două categorii: specii ce înfloresc toamna, cum sînt scaieții, stimulate de ziua scurtă, și specii ce înfloresc primăvara, plante „de zi lungă".

De fapt, nu lungimea zilei este importantă pentru înflorirea plantelor de zi scurtă, ci, la numeroase asemenea plante, sînt suficiente cîteva nopți lungi (sau chiar o singură noapte lungă) pentru înflorire; dacă însă această noapte lungă este întreruptă de o singură scurtă iluminare, planta nu mai înflorește. Așadar, factorul esențial este durata *întunericului neîntrerupt*. Faptul a devenit explicabil pentru prima dată în urma experiențelor de identificare a pigmenților fotosensibili implicați în reacțiile fotoperiodice. Ca de obicei în astfel de cazuri, prima etapă a constat în testarea eficienței iluminării monocromatice de diferite lungimi de undă în fotoperiodicitate. A ieșit la iveală faptul că cele mai eficiente lungimi de undă în împiedicarea înfloririi la plantele de zi scurtă prin întreruperea nopților lungi se grupează în jurul valorii de 660 mμ, adică în regiunea roșie a spectrului. Aceeași lungime de undă este cea mai eficientă în inițierea înfloririi plantelor de zi lungă, în stimularea germinării unor semințe și a unor răspunsuri de creștere. Așadar, același pigment pare a fi implicat în medierea diferitelor efecte fotoperiodice în mod specific. Deosebirea dintre plantele de zi scurtă și cele de zi lungă nu pare să se datoreze unor efecte diferite ale aceluiași pigment. Un corolar remarcabil al acestei descoperiri l-a constituit faptul că o iluminare cu lungimi de undă din jurul valorii de 735 mμ, deci dincolo de limita vederii umane, inversează efectele luminii roșii în toate aceste cazuri. Rezultatul este prezentat în fig. 7-5.

Studiile ulterioare au arătat că aceste efecte sînt mediate de doi pigmenți diferiți ce cooperează în controlul fotoperiodicității; ei au primit numele de *fitocromi*. Unul dintre pigmenți cu maximul de absorbție la 660 mμ este convertit de lumina roșie în alt pigment cu maximul de absorbție la 735. Lumina cu lungimea de undă de 735 mμ îl convertește pe acesta din urmă în forma cu absorbție maximă la 660 mμ. O anumită diferență de concentrație între aceste două forme acționează asupra unei diversități de sisteme de creștere pentru a produce

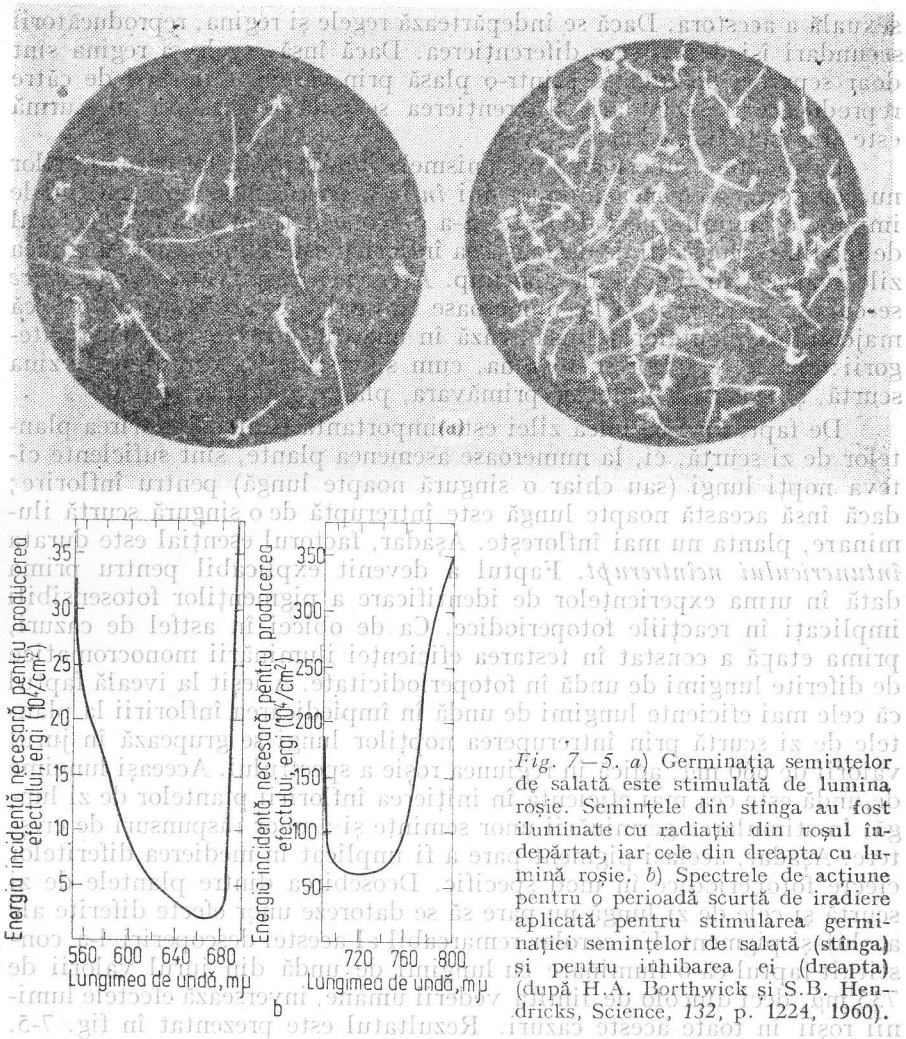


Fig. 7—5. a) Germinația semințelor de salată este stimulată de lumina roșie. Semințele din stînga au fost iluminate cu radiații din roșul îndepărtat, iar cele din dreapta cu lumină roșie. *b*) Spectrele de acțiune pentru o perioadă scurtă de iradiere aplicată pentru stimularea germinației semințelor de salată (stînga) și pentru inhibarea ei (dreapta) (după H.A. Borthwick și S.B. Hendricks, Science, *132*, p. 1224, 1960).

gama largă de efecte. Pare probabil că fitocromul 735 este forma activă și că el are efecte diferite la diferite plante. Iluminarea radiată cu 660 mμ a plantelor de zi scurtă împiedică înflorirea, dar această lungime de undă este cea mai eficientă în promovarea înfloririi plantelor de zi lungă, în promovarea germinării semințelor de salată și în coacerea merelor. Evident, efectul iluminării cu 660 mμ (sau al luminii zilei) constă în convertirea fitocromului 660 la fitocrom 735, cu acțiuni diferite asupra diferitelor tipuri de țesuturi sau de plante.

În inițierea înfloririi participă un hormon diferit de auxine și larg răspîndit la plante. Existența sa poate fi pusă în evidență într-o plantă de soia de exemplu prin expunerea ei la zile scurte și grefarea vîrfului tulpinii unei plante care, în prealabil, fusese împiedicată să înflorească prin expunerea la zile lungi. Se constată că aceasta din urmă înflorește în scurt timp datorită prezenței unui hormon din vîrful grefat. Prezența universală a acestor hormoni *florigeni* se observă clar în cazul comportamentului plantelor parazite, ca de pildă cuscuta, care înflorește întotdeauna odată cu gazdele lor, în anotimpul cu zile scurte, dacă gazda este o specie de zi scurtă, și în anotimpul cu zile lungi, dacă gazda este o plantă de zi lungă. Florigenii pot fi ușor transmiși prin grefare, dar încă nu s-a reușit extragerea lor în formă activă. Ei au probabil molecule mai mari, mai complexe și mai sensibile decît auxinele, de care se deosebesc mult, de altfel, și în alte privințe. Rolul fitocromilor nu a fost încă pus în legătură cu cel al hormonilor florigeni, deși este evident că trebuie să existe o conexiune fiziologică între ei. Este posibil ca reglarea exercitată de lumină asupra înfloririi să aibă la baza sa efectele sale asupra fitocromilor. Fitocromul 735 activ la plantele de zi scurtă în timpul nopților lungi are tendința să împiedice sinteza hormonului florigen; cînd concentrația sa scade, sinteza se produce. La plantele de zi lungă, este de presupus că fitocromul 735 are efectul opus, dar mecanismul periodicității este același.

Homeostazia și controlul hormonal la animale

După cum se vede în fig. 7-1, la animale s-au identificat și caracterizat chimic numeroși hormoni. De exemplu, corticosuprarenala și organele sexuale ale vertebratelor produc, în mod coordonat, aproximativ 12 hormoni (toți din categoria chimică a steroizilor), care reglează procesul maturării gonadelor, prezența caracterelor sexuale secundare, periodicitatea ovulației și a spermatogenezei și, la femele estrul (ciclul menstrual) și graviditatea. Alte grupe de hormoni intervin în diferite alte procese. Din punctul de vedere al funcțiilor de ansamblu, un rol crucial al sistemului endocrin este menținerea unui anumit echilibru între caracteristicile sîngelui și cele ale lichidului extracelular. Acest principiu a stat multă vreme în centrul atenției fiziologilor. Independența operațională a oricărui animal mai complex, și mai ales a celor terestre, se bazează pe conservarea unor proprietăți avantajoase pentru celulele componente; importanța acestui aspect a mai fost discutată în cap. 6 în legătură cu circulația. Animalele realizează stabilitatea (*homeostazie*) printr-o serie de procese, care, în totalitate, intervin în menținerea unei stări constante, eliminînd eventualele modificări. Fenomenul homeostaziei implică capacitatea recunoașterii modificării, a compensării sale prin producerea unei modificări în sens opus și evaluarea corectitudinii compensării. Funcționarea unui termostat, de

exemplu, are la bază același tip de sistem de control: dacă în timpul nopții temperatura scade, termostatul „ia act" de acest lucru și rezistența se încălzește; cînd temperatura atinge punctul programat, termostatul ia, de asemenea, cunoștință și scoate rezistența din circuit. Asemenea sisteme sînt obișnuite în ingineria modernă și poartă numele de sisteme cu conexiune inversă (*feedback*). Sistemele cu *feedback negativ* tind în mod normal spre stabilitate, deoarece semnalul este de sens opus modificării. Sistemele cu *feedback pozitiv* însă accentuează modificarea produsă și sînt extrem de instabile. În controlul funcționării termostatului, încălzirea incintei activează un *feedback* negativ prin intermediul termometrului, care întrerupe curentul ce încălzește rezistența.

Sistemele cu feedback sînt de asemenea obișnuite la organismele pluricelulare. În nici un alt domeniu nu sînt ele mai bine reprezentate decît în reglarea homeostatică a fluidelor organismului în care hormonii îndeplinesc funcțiile esențiale. Deoarece este practic imposibil să trecem în revistă toți hormonii, vom menționa doar cîțiva dintre cei care intervin în acest reglaj, referindu-ne în special la mamifere; vom analiza majoritatea principiilor acțiunii hormonilor și vom prezenta diferite tipuri chimice de hormoni și diverse tipuri de glande care îi produc.

Glicemia. Glucoza, cea mai importantă sursă de energie circulantă la vertebrate, este polimerizată și depozitată sub forma glicogenului în ficat, de unde este repusă în libertate ca „zahăr sanguin" (glucoză). Concentrația acestuia în orice moment este critică fiind reglată, bineînțeles, prin rata încorporării sale de către toate celulele care îl utilizează, dar și prin rata eliberării sale din glicogenul hepatic. Cel mai important hormon implicat în acest echilibru este *insulina*, produsă de o categorie specială de celule ale pancreasului, ce formează insulele Langerhans. Insulina este interesantă din multe puncte de vedere; printre altele, este prima moleculă proteică la care s-a descifrat structura chimică completă. Imposibilitatea de a produce insulină este cauza diabetului. Principalul simptom clinic al *diabetului zaharat* este o glicemie extrem de crescută, însoțită de epuizarea glicogenului depozitat în ficat. La nivelele ridicate de zahăr în sînge, reabsorbția tubulară în rinichi nu mai este capabilă să recupereze întreaga cantitate de glucoză, care apare în urină și este astfel parțial eliminată. Insulina intervine în facilitarea încorporării glucozei de către celule și în polimerizgrea glucozei la glicogen. Deoarece, în cazul deficienței de insulină, glucoza nu poate fi absorbită, ea se acumulează în sînge. Privarea de glucoză a celulelor organismului, și nu glicemia ridicată în sine constituie urmarea gravă a diabetului. Ea are o serie de consecințe metabolice, printre care interferența cu metabolismul lipidic și cu cel al aminoacizilor, care sînt legate de metabolismul glucozei. În condiții normale,

eliberarea insulinei din pancreas este, la rîndul său, dependentă de nivelul glucozei în sînge. Acțiunea insulinei este contrabalansată de o serie de alți hormoni, dintre care majoritatea se află sub controlul adenohipofizei, glandă endocrină situată la baza creierului intermediar. Diabetul experimental produs la animale prin lezarea celulelor insulelor lui Langerhans poate fi într-o oarecare măsură compensat prin îndepărtarea adenohipofizei. În sfîrșit, un alt hormon pancreatic, glucagonul, prezintă implicații funcționale în reglarea glicemiei, stimulînd eliberarea glucozei din glicogenul hepatic; efectul său este deci antagonic celui al insulinei.

Concentrația totală a substanțelor din sînge. Sîngele și lichidele extracelulare se află în echilibrul osmotic cu celulele pe care le scaldă, iar acest echilibru este și el reglat de factori endocrini. Și în acest caz hipofiza joacă rolul principal. Glanda (fig. 7-6) are două părți: o porțiune anterioară strict glandulară și un lob posterior ce conține terminațiile unor fibre nervoase ai căror corpi celulari se află în hipotalamus. În acești neuroni se sintetizează doi hormoni ce străbat axonii și se acumulează în lobul posterior al hipofizei, de unde sînt eliberați. Ei aparțin unei categorii de hormoni sintetizați și eliberați de celule nervoase, denumiți *produși de neurosecreție*. Acești hormoni

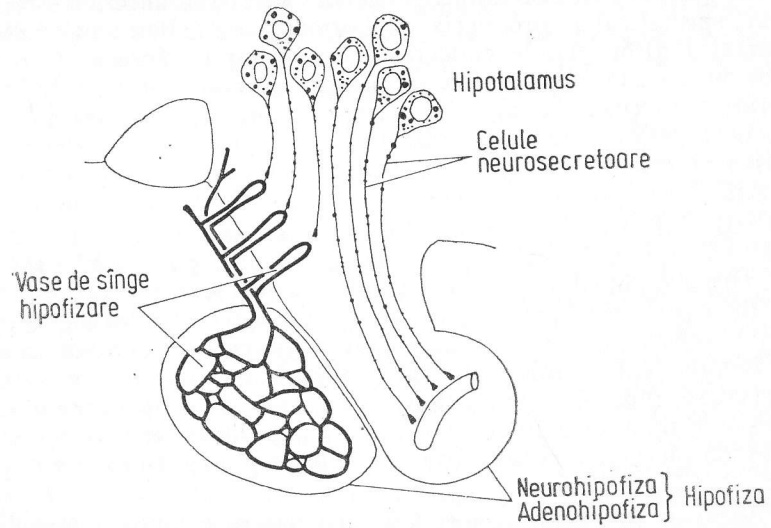


Fig. 7—6. Reprezentare schematică a relațiilor dintre hipotalamus și hipofiză la mamifere (după A. Gorbman și H.A. Bern, *A Textbook of Comparative Endocrinology*, Wiley, 1962, p. 47).

sînt *ocitocina* și *vasopresina*, polipeptide conținînd cîte opt aminoacizi, dintre care șase sînt comuni. Totuși, ei au acțiuni primare complet distincte, ocitocina intervenind în promovarea contracțiilor uterului în timpul nașterii, iar vasopresina ridicînd presiunea sanguină și stimulînd reabsorbția apei la nivelul rinichiului[41].

Acțiunea vasopresinei constă în următoarele: creșterea presiunii osmotice a sîngelui, determinată de pierderile de apă, afectează neuronii hipotalamici care funcționează ca osmoreceptori. Impulsurile acestor neuroni (înregistrate electric), declanșează eliberarea vasopresinei (hormon antidiuretic), acumulată în terminațiile celulelor neurosecretoare din lobul posterior al hipofizei. Acest efect poate fi reprodus prin injectarea unor soluții saline concentrate în anumite regiuni ale hipotalamusului, sau prin stimularea electrică. Hormonul astfel eliberat afectează reabsorbția apei de către tubulii renali la mamifere, dar și la unele vertebrate inferioare; hormoni similari pot acționa de asemenea prin reducerea ratei filtrării glomerulare. De îndată ce presiunea osmotică a sîngelui ajunge la valori normale, stimularea osmotică a receptorilor hipotalamici încetează și secreția hormonului antidiuretic este încetinită.

Reglajul ionic: corticosuprarenala și hipofiza. O relație de importanță deosebită în controlul homeostatic este cea dintre lobul anterior al hipofizei și cortexul suprarenalei. Hipofiza a fost numită „administratorul general" al sistemului endocrin, lobul său anterior este, într-adevăr, specializat în producția de hormoni *tropi*, hormoni ce comandă secreția altor glande endocrine. De exemplu, *hormonul tireotrop* produs în această zonă acționează asupra glandei tiroide, declanșînd eliberarea tiroxinei, iar alți doi hormoni asemănători determină eliberarea hormonilor sexuali de către testicule și ovare. Pe lîngă aceștia, hipofiza anterioară mai produce ACTH (hormonul adrenocorticotrop), care stimulează producerea unei diversități de hormoni în suprarenală.

Cînd sînt stimulate de un dezechilibru ionic al sîngelui, sau de ACTH eliberat de hipofiză, glandele suprarenale pun în libertate steroizi. Urmarea imediată este o stimulare a reabsorbției sodiului în rinichi (în cazul vertebratelor inferioare, și la nivelul altor suprafețe de schimb), ceea ce restaurează un raport sodiu-potasiu adecvat în sînge și în lichidul extracelular, esențial pentru buna funcționare a celulelor nervoase, musculare și a altor celule. Animalele lipsite de glandele suprarenale manifestă în scurt timp o incapacitate de a reține sodiul și o rapidă pierdere a potasiului din celule; în plus, *p*H-ul sanguin poate

[41] Ocitocina, la mamifere, asigură evoluția normală a proceselor mecanice ale lactației, favorizînd expulzarea laptelui și stimulînd producția adenohipofizară de factori galactopoetici (prolactina); de asemenea, stimulează contracția musculaturii netede a uterului, jucînd astfel rol în expulzarea fătului (*n. ed. rom.*).

scădea, datorită pierderii ionului bicarbonic. Prin urmare, nu numai concentrația totală a substanțelor dizolvate în sînge se menține la nivele controlate (în cea mai mare parte prin acțiunea vasopresinei hipofizare), ci și echilibrul specific dintre aceste substanțe.

Animalele supuse la stres artificial sau natural au adeseori corticosuprarenale hipertrofiate și nivele ridicate de producție a steroizilor corticali, fenomen considerat a fi un caz particular de „sindrom de adaptare". Nu se știe precis în ce mod activarea secreției corticale conferă o rezistență sporită, dar este interesant faptul că în populațiile dense de mamifere mici, animalele prezintă adeseori suprarenale hipertrofiate. S-ar putea, într-adevăr, ca acest răspuns să reprezinte o tentativă extremă de control homeostatic în condiții neprielnice.

Noțiunea de „stres" a fost propusă inițial nu în legătură cu corticosuprarenala, ci cu medulosuprarenala. Această din urmă parte a glandei suprarenale constă din anumite celule (celulele cromafine), inervate de fibre nervoase aparținînd părții simpatice a sistemului nervos autonom. Activarea acestor nervi determină producția a doi hormoni înrudiți, adrenalina și noradrenalina (primul fiind predominant la om, dar nu la toate mamiferele), cu acțiuni foarte asemănătoare: amîndoi stimulează contracțiile inimii și măresc presiunea sîngelui. În general, se poate considera că efectul stimulării secreției medulosuprarenalei constă în amplificarea și extinderea unor efecte locale, mai specifice, ale stimulării nervilor simpatici (p.335). Răspunsul la activitatea generalizată a simpaticului a fost definit plastic de către Cannon, ca înzestrînd organismul „cu avînt, curaj și iscusință", în vederea unor performanțe comportamentale maxime.

Trăsăturile generale ale hormonilor animali. Putem desprinde multe trăsături generale examinînd unele diferențe formale dintre hormoni și diverse sisteme de control. Am amintit deja principiul conexiunii inverse negative (p.278); cititorul își va da seama că majoritatea reglajelor endocrine prezentate au la bază acest principiu. Esența controlului feedback negativ constă în faptul că o fracțiune constantă a semnalului emis se reîntoarce la sursă, unde determină o scădere compensatorie a semnalului, stabilizînd astfel sistemul. Asemenea sisteme pot opera însă pe diferite căi (fig. 7-7) în funcție de localizarea circuitului cu conexiune inversă. De exemplu, sistemul ce controlează volumul de lichid al organismului percepe rezultatul final al eliberării de hormon, și anume presiunea osmotică a sîngelui și, în consecință, sistemul operează în sensul stabilizării acestei variabile. Pe de altă parte, anumite procese trebuie să se modifice cu ritm constant pe parcursul unor perioade de timp și, în aceste cazuri, semnalul final emis nu este adecvat pentru funcționarea unei conexiuni inverse stabilizatoare. Un exemplu îl oferă glanda tiroidă, care produce hormonul numit tiroxină; eliberarea tiroxinei este la rîndul ei reglată de un *hormon tireotrop* produs

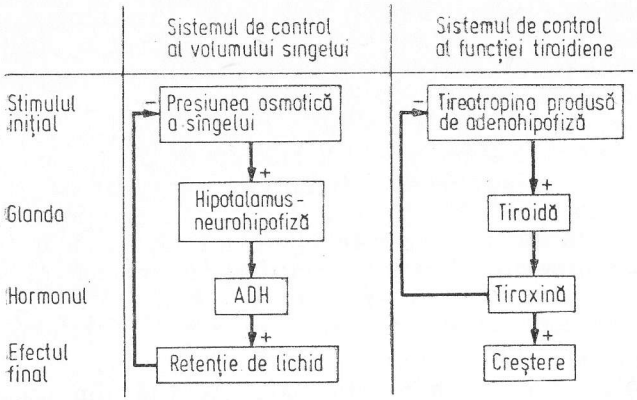


Fig. 7—7. Schemele de control ale sistemelor hormonale ce controlează volumul sîngelui circulant și creșterea. Liniile groase reprezintă închiderea circuitelor de feedback negativ; de notat că, din cauza poziției acestor închideri în secvențele de control, primul sistem realizează o stabilizare a valorii ieșirilor, iar cel de-al doilea, o rată constantă de modificare a valorii controlate.

de adenohipofiză. Producția hormonului trop de către adenohipofiză este stimulată de scăderea tiroxinei în sînge și inhibată de nivelele crescute de tiroxină. În acest caz, conexiunea inversă este mai directă: ea stabilizează *nivelul hormonului* și nu efectul său final.

Din cele cîteva exemple prezentate, se poate observa o oarecare ierarhie a organelor endocrine la animale. Este clar că hipofiza posedă, dacă nu monopolul, cel puțin o poziție preponderentă în cadrul sistemelor de control. S-ar putea ca semnificația sa specială să fie legată de relațiile sale strînse cu sistemul nervos.

Mult timp endocrinologii și neurofiziologii considerau că domeniile lor se referă la unul sau la celălalt din cele două mari sisteme integratoare ale animalelor, fără a-și pune problema interdependenței acestora. Se știe în prezent că numeroși hormoni sînt produși sub control nervos. Relația hipotalamo-hipofizară, medulosuprarenala și efectele puternice ale stimulării locale a creierului în activarea secreției steroizilor corticali sînt exemple de cooperare dintre sistemul nervos și organele endocrine. Fenomenul nu este nicăieri mai bine ilustrat decît la nevertebrate, la care cercetări relativ recente au scos la iveală un număr uimitor de mare de cazuri de *hormoni de neurosecreție*, puși în circulație prin intermediul terminațiilor unor neuroni specializați în sinteza lor. Hormonii ce controlează pigmentația și năpîrlirea la crustacee, ca și cei ce controlează diferitele fenomene din dezvoltarea și comportamentul insectelor sînt numai două exemple în acest sens.

În toate situațiile în care este necesar un efect generalizat, în care mai multe părți ale organismului animalului trebuie stimulate să acționeze simultan pe diferite căi, este mult mai practic să se vehiculeze mesagerii prin intermediul lichidului circulant, decît să fie solicitați neuronii implicați în emiterea semnalelor destinate unui mare număr de puncte specifice. Așa cum vom vedea însă în continuare, nervii dispun de o situație cu totul deosebită pentru a recepționa informații senzoriale convergente provenite din surse diverse, interne și externe. Nu este deci surprinzător faptul că aceste două mecanisme de integrare ale organismelor animale au devenit interdependente în reglarea creșterii, homeostaziei și altor activități.

SISTEMUL NERVOS

Controlul activităților celulare prin intermediul nervilor este mai rapid și mai specific decît cel exercitat de glandele endocrine prin hormonii lor din sîngele circulant. O imagine clasică ce ilustrează deosebirea dintre aceste două sisteme integratoare este compararea controlului hormonal cu un sistem de transmisiuni radio și a controlului nervos cu transmisiunea telefonică. Am semnalat deja importantele interrelații ce există între controlul endocrin și cel nervos, așa încît, deși analogia „radio-telefon" exprimă bine relativa specificitate a căilor de transmisie dintre stimul și răspuns, ea nu exprimă *similitudinea* fundamentală dintre acțiunea sistemului nervos și cea a sistemului endocrin. Ambele modulează activitatea celulelor efectoare prin eliberarea unor substanțe chimice. Terminația nervoasă de la nivelul unei fibre musculare sau de la nivelul altui efector se aseamănă cu o glandă endocrină în miniatură, eliberînd un hormon local, în urma declanșării printr-un impuls. Specificitatea controlului nervos se realizează prin localizarea terminațiilor nervoase, iar rapiditatea cu care el operează se datorește în parte faptului că difuziunea se produce pe distanțe foarte mici.

Comportamentul uimitor de complex al unui animal pluricelular poate implica mai multe mii de asemenea acțiuni chimice ale nervilor asupra celulelor efectoare pe care le inervează, aflate într-o succesiune specifică și complexă. Scopul acestui capitol este tocmai lămurirea căilor pe care se realizează acest tip de integrare. Dezvoltarea controlului nervos complex este una dintre cele mai extraordinare performanțe ale organizării pluricelulare. Studiile referitoare la funcționarea sa la organismele superioare încep să explice unele dintre cele mai simple modele comportamentale pe baza controlului nervos. Neurofiziologii nădăjduiesc a lămuri cîndva baza comportamentului complex al ani-

malelor, dar nu subestimează uriașele obstacole tehnice ce le stau în cale și înțeleg handicapul pe care trebuie să-l depășească cerînd unei „mașini" să se descifreze pe sine. Înainte de a trece la studiul complexității integrării nervoase și al creierului, trebuie să ne ocupăm de unele aspecte ale naturii semnalelor nervoase și ale transmiterii lor.

Celula nervoasă și conductibilitatea de membrană

Nu există nimic mai fascinant decît o celulă nervoasă „tipică"; deoarece neuronii îndeplinesc o diversitate de funcții integratoare după localizarea lor, s-a dezvoltat un spectru larg de tipuri morfologice de neuroni (fig. 7-8). În general, diferențele structurale sînt legate de cantitatea de informație pe care neuronul o recepționează. În sistemele relativ simple, de „releu" în care există unul sau cîteva canale pe care sosesc mesaje, neuronul este cel mai adesea de tip *bipolar* (fig. 7-8 *a*) sau corpul celular poate fi plasat pe una din ramurile sale laterale (fig. 7-8 *b*, *c*), în care caz neuronul este numit *monopolar* sau *unipolar*. În cazurile în care mai multe fibre converg spre neuron, el poate fi prevăzut cu mai multe ramificații (fig. 7-8, *d*), sau cu arborizații extrem de complicate, ca în cazul neuronilor din cerebel și din emisferele cerebrale de la vertebrate (fig. 7-8, *e*, *f*).

Oricît de diferite ar fi ele, aceste celule au în comun cel puțin o proprietate importantă: prezența unei ramificații lungi (*axonul*) și existența unei regiuni de „intrare", prin care activitatea este canalizată spre interiorul neuronului. Ramificațiile scurte din regiunea corpului celular (*soma*) poartă numele de *dendrite*; de obicei, acestea, sau soma însăși, intră în contact cu terminațiile celulelor nervoase conexe. După cum vom vedea, activitatea electrică a regiunilor de intrare este adesea complexă, iar axonul este specializat pentru transmiterea informației la distanțe mari, funcție corelată cu anumite trăsături structurale caracteristice. Axonul este învelit de un strat de celule Schwann, turtite și intim aderente; la majoritatea vertebratelor, acestea îl înconjură în timpul dezvoltării, depunînd un înveliș lamelar gros lipoproteic numit *teacă de mielină*, care este întreruptă din loc în loc prin strangulațiile Ranvier (fig. 7-9).

Atributul major al axonului constă în faptul că atunci cînd este excitat la un capăt, la celălalt se produce un efect, după cîteva sutimi de secundă, chiar dacă distanța dintre cele două capete este de cîțiva metri, iar cilindrul de citoplasmă din interiorul axonului nu depășește cîțiva microni în diametru. Viteza procesului de conducere a fost măsurată de Helmholtz (în 1859), prin determinarea timpului care se scurge din momentul excitării unui nerv și începutul contracției mușchiului cu care nervul este conectat. Aceste măsurători au fost efectuate cu mult înainte de înțelegerea procesului conductibilității nervoase. Ul-

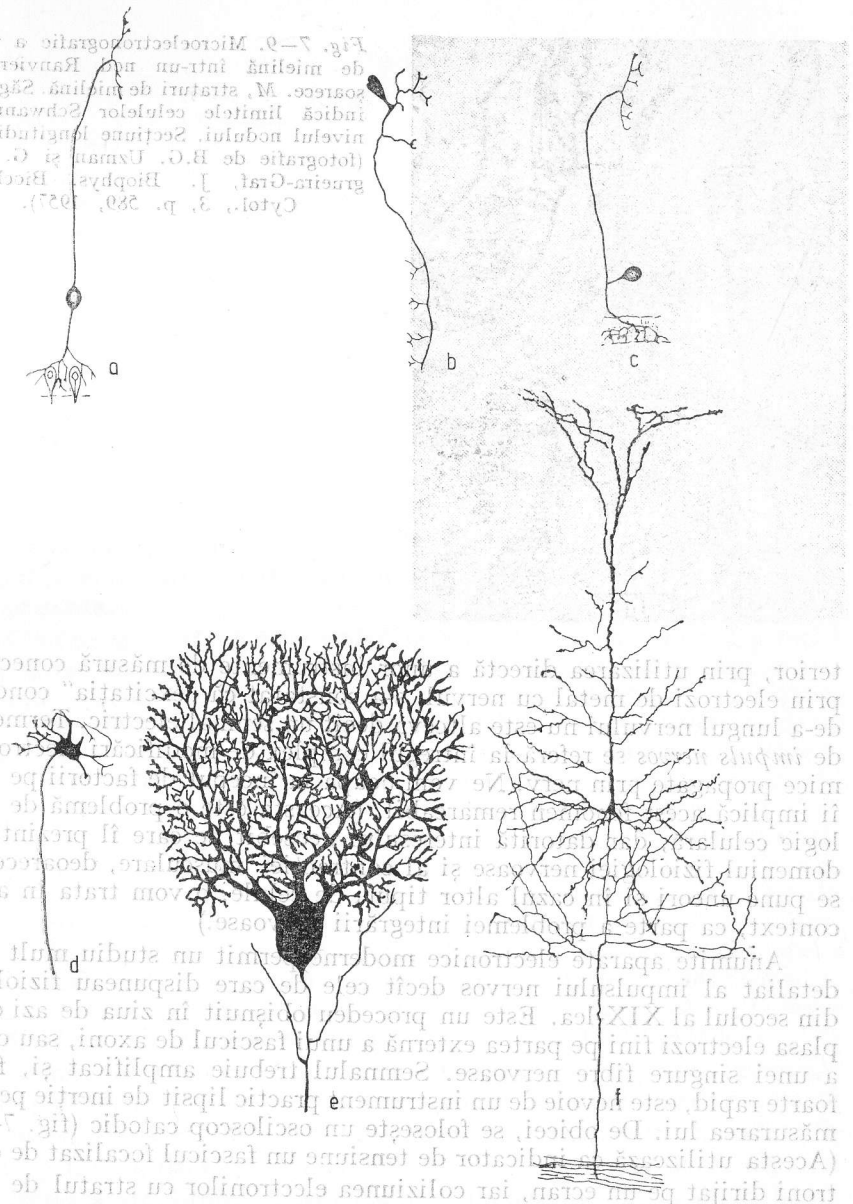


Fig. 7–8. Diferite tipuri de celule nervoase. *a*) Celulă senzitivă bipolară la vertebrate. *b*) Celulă ganglionară unipolară la nevertebrate. *c*) Neuron senzitiv unipolar din ganglionii spinali de la vertebrate. *d*) Neuron motor la mamifere. *e*) Celulă Purkinje din cerebelul mamiferelor. *f*) Celulă piramidală din cortexul cerebral al mamiferelor.

Fig. 7—9. Microelectronografie a tecii de mielină într-un nod Ranvier, la șoarece. *M*, straturi de mielină. Săgețile indică limitele celulelor Schwann la nivelul nodului. Secțiune longitudinală (fotografie de B.G. Uzman și G. Nogrueira-Graf, J. Biophys. Biochem. Cytol., 3, p. 589, 1957).

terior, prin utilizarea directă a unor instrumente de măsură conectate prin electrozi de metal cu nervul, s-a constatat că „excitația" condusă de-a lungul nervului nu este altceva decît un semnal electric. Termenul de *impuls nervos* se referă la întregul complex de modificări electrochimice propagate prin nerv. Ne vom ocupa la început de factorii pe care îi implică acest fenomen remarcabil. (Aceasta este o problemă de biologie celulară, dar datorită interesului deosebit pe care îl prezintă în domeniul fiziologiei nervoase și al contracției musculare, deoarece ea se pune uneori și în cazul altor tipuri de celule, o vom trata în acest context, ca parte a problemei integrării nervoase.)

Anumite aparate electronice moderne permit un studiu mult mai detaliat al impulsului nervos decît cele de care dispuneau fiziologii din secolul al XIX-lea. Este un procedeu obișnuit în ziua de azi de a plasa electrozi fini pe partea externă a unui fascicul de axoni, sau chiar a unei singure fibre nervoase. Semnalul trebuie amplificat și, fiind foarte rapid, este nevoie de un instrument practic lipsit de inerție pentru măsurarea lui. De obicei, se folosește un osciloscop catodic (fig. 7-10). (Acesta utilizează ca indicator de tensiune un fascicul focalizat de electroni dirijat pe un ecran, iar coliziunea electronilor cu stratul de substanță fluorescentă cu care ecranul este acoperit produce fluorescența. Fasciculul se deplasează în plan orizontal cu viteza dorită, prin modificarea voltajului unei perechi de plăci verticale prin care trece. Semna-

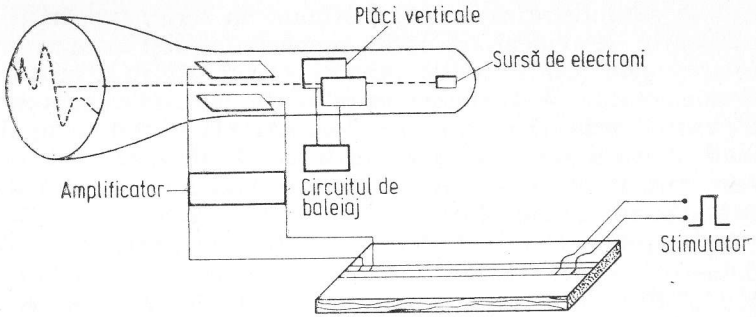


Fig. 7—10. Înregistrarea impulsului nervos. Sînt ilustrate sistemele de baleiaj și amplificare ale osciloscopului cu raze catodice, conectat la o pereche de electrozi de înregistrare plasați pe nerv. Pulsul de curent utilizat pentru stimularea nervului prin intermediul electrozilor de la celălalt capăt este generat de un stimulator electronic.

lul electric este amplificat și transmis la o altă pereche de plăci dispuse orizontal, care astfel abat fasciculul în sus sau în jos, față de traseul său orizontal).

Cînd se lucrează pe nerv izolat, se pune în contact cu două perechi de electrozi metalici: una dintre perechi, cea a electrozilor stimulatori, folosește pentru trecerea unui scurt „puls direct" de curent ce inițiază activitatea de impuls. Cea de-a doua pereche servește la detectarea și înregistrarea modificărilor de potențial asociate cu impulsurile respective. Acești electrozi se conectează la un preamplificator și de aici la plăcile osciloscopului. Dacă nervul este excitat prin trecerea unui scurt impuls electric prin perechea de electrozi stimulatori (fig. 7-10), impulsul va ajunge, după un interval, la perechea de electrozi de culegere. Înregistrarea care apare la osciloscop va avea două faze: una care redă modificarea produsă la primul electrod, iar cealaltă la cel de-al doilea. A doua fază poate fi eliminată dacă al doilea electrod este plasat într-o zonă inactivă, de exemplu, o leziune a nervului între cei doi electrozi. Dacă se efectuează o măsurare a vitezei conducerii, se aplică o altă pereche de electrozi de înregistrare la oarecare distanță de prima.

Asemenea experiențe pun în evidență anumite proprietăți generale ale impulsului, numit și *potențial de acțiune*. În primul rînd, nu există răspunsuri gradate: cînd curentul stimulator atinge o intensitate suficientă pentru a da naștere unui impuls, orice creștere ulterioară a sa nu afectează amplitudinea potențialului de acțiune. În al doilea rînd, impulsul se transmite fără să sufere nici o modificare de intensitate (decrement); mărimea și durata (aproximativ o milisecundă în cazul nervilor cu transmisie „rapidă") impulsurilor succesive sînt constante.

Dacă se administrează nervului stimuli în serie, despărțiți prin intervale scurte, se evidențiază o altă proprietate: deși în cazul stimulilor izolați *pragul* (cantitatea de curent necesară pentru a produce un impuls) este constant de la o experiență la alta, fiecare impuls este urmat de o scurtă perioadă în care nervul nu poate fi excitat de un al doilea stimul. Această *perioadă refractară absolută* este urmată de o perioadă refractară relativă în care pragul este mai înalt decît valoarea obișnuită. Durata acestor perioade este în general de 1,5—1,10 ms.

Trebuie menționat faptul că toate aceste proprietăți ale potențialului de acțiune (semnale „tot sau nimic", perioadele refractare) sînt fundamental diferite de cele ale conductibilității[42], printr-un conductor metalic. În acesta curentul poate fi gradat ca intensitate și sîrma nu manifestă nici un fel de perioade refractare. Trebuie să ne întrebăm cum și de ce a apărut un asemenea mecanism, aproape fără asemănare în lumea miraculoasă a ingineriei electronice. Un răspuns parțial și mai degrabă ipotetic ni-l oferă unele cazuri primitive, cum ar fi fibrele musculare care închid osculul la spongieri. Acești mușchi reglează dimensiunile principalei deschideri a organismului animal, prin care pătrunde apa în interior; ei sînt sensibili la condițiile chimice locale și reacționează la modificările mediului imediat prin răspunsuri *gradate*. Contracțiile lor gradate sînt posibile datorită unor modificări electrice corespunzătoare gradate care se produc de-a lungul membranelor lor. Deci, aceeași celulă este responsabilă și de detectarea modificărilor mediului și de reacțiile proporționale cu mărimea acestora. Așadar, mușchii considerați sînt *efectori independenți*.

Pentru un organism simplu, acest sistem poate fi satisfăcător, dar organismele complexe trebuie să asigure funcționarea simultană și coordonată a mai multor efectori ca răspuns la stimuli recepționați într-un punct situat la oarecare distanță. Deoarece distanțele dintre receptori și efectori pot fi mari, trebuie găsită o cale de comunicare între ei. Semnalele electrice gradate de tipul celor transmise printr-un conductor metalic sînt nesatisfăcătoare, scăzînd prea mult cu distanța, mai ales dacă „sîrma" este subțire cît un axon. În schimb, potențialul de acțiune „tot sau nimic" dintr-o fibră nervoasă ajunge la efector cu amplitudine nemodificată. Acest sistem de semnalizare prezintă totuși două dezavantaje. În primul rînd, caracterul așa-zis „instantaneu" al propagării electrice obișnuite dispare: prin nervii cu viteza de conducere maximă impulsurile abia ating viteze de cca 150 m/s. În al doilea rînd, un impuls „tot sau nimic" izolat nu poate transmite nici o informație

[42] O altă trăsătură a potențialului de acțiune este aceea că el ascultă de legea „tot sau nimic"; potrivit căreia fibrele nervoase răspund maximal la un stimul-prag sau supraprag, iar odată generat un potențial de acțiune în orice punct al membranei unei fibre normale, acesta va fi transmis nedecremential pe întreaga membrană (*n. ed. rom.*).

despre intensitatea stimulului care l-a produs, în afară de faptul că a fost adecvat. După cum vom vedea, diferențele de intensitate sînt însă codificate prin *frecvența* seriilor de astfel de impulsuri.

De sute de ani se fac speculații asupra modului în care neuronii (și alte tipuri de celule) produc astfel de semnale. Natura „electricității" biologice figura printre controversele dintre Galvani și Volta în secolul al XVIII-lea și a jucat un rol important în crearea pilei voltaice (acumulatorul). La începutul secolului al XX-lea, Bernstein a sugerat că membrana nervului ar acționa ca barieră de permeabilitate pentru ionii care se află în concentrații diferite în interior și în exterior și că aceste diferențe de concentrație produc o diferență de potențial la nivelul membranei, astfel încît partea externă a membranei este încărcată pozitiv față de cea internă. După această părere, impulsul ar consta într-o creștere de scurtă durată a permeabilității, care ar permite amestecarea ionilor, abolind diferența de potențial (depolarizarea membranei). Acest concept, născut dintr-o remarcabilă succesiune de deducții logice, domină încă punctul de vedere asupra procesului conducerii impulsului. În multe privințe însă, el a suferit modificări în urma experienței ingenioase.

Căile pe care s-au înregistrat progrese experimentale în sensul evaluării directe a fenomenelor de membrană în celula nervoasă reprezintă un caz interesant și edificator de istorie a științei experimentale. Evident, problema ar trebui abordată prin măsurarea directă a curentului care circulă în timpul impulsului, nu între două puncte de pe suprafața externă a nervului, ci de-a *curmezișul* membranei însăși. Unele celule mari de alge au permis deja măsurarea potențialelor transmembranare, dar în cazul unei fibre nervoase sînt necesare anumite perfecționări tehnice: trebuie inventat fie un electrod cu totul deosebit, sau trebuie găsită o celulă nervoasă foarte mare. S-au folosit ambele căi. În sute de laboratoare se realizează în prezent în mod curent înregistrări intracelulare prin folosirea unor capilare ascuțite ce funcționează ca microelectrozi cu diametre sub 0,5 μ, umplute cu soluții bune conducătoare electrice, ce pot fi introduse în diferiți neuroni[43]. Nu este totuși de mirare că aceste perfecționări s-au făcut cu 10 ani mai tîrziu decît experiențele bazate pe descoperirea unor neuroni de talie deosebit de mare. Aceștia au fost observați în 1936 în rețeaua nervoasă a mantalei la sepie, diametrul unor axoni ai acestor neuroni atingînd cca 0,5 mm, ceea ce permite introducerea unei sîrme fine axial înspre centrul axonului. Ne putem închipui interesul stîrnit de această descoperire ce

[43] Microelectrodul este o pipetă de sticlă, cu vîrf foarte subțire efilat (diametrul sub 1/1000 mm), umplută cu o soluție concentrată de ClK (electrolitul intracelular). Vîrful foarte subțire poate fi introdus, fără a provoca leziuni apreciabile, în interiorul celulei cu ajutorul unui micromanipulator (*n.ed. rom.*).

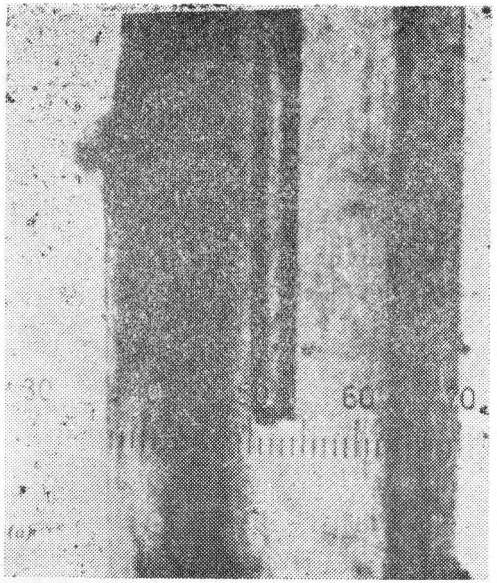


Fig. 7—11. a) Axon gigant de sepie cu electrozi metalici; fiecare diviziune a scalei corespunde la 33μ. *b*) Impulsul înregistrat prin membrana axonului gigant de sepie; scala potențialului este dată în milivolți (interior față de exterior); unitatea de timp corespunde la 2 ms (după A.L. Hodgkin și A.F. Huxley, Nature, *144*, 1939).

oferă posibilitatea testării unei ipoteze emise cu aproape 40 de ani în urmă. Măsurînd valoarea potențialului de repaus, cercetătorii (Hodgkin și Huxley de la Plymouth, Anglia) au obținut valoarea de 50 mV, cu polul pozitiv la exteriorul membranei celulare; ulterior s-au obținut valori mai mari pentru acești neuroni și pentru alte celule nervoase. Surpriza s-a produs însă atunci cînd s-a aplicat un potențial de acțiune cu ajutorul unei perechi de electrozi de stimulare aflați la distanță, potențial care se transmitea dincolo de regiunea de înregistrare. În loc să anuleze pur și simplu potențialul de repaus, ceea ce ar fi de așteptat dacă ionii s-ar amesteca după ipoteza lui Bernstein, potențialul de acțiune rămînea în continuare deasupra nivelului zero, *inversînd* pentru moment diferența de potențial, astfel încît potențialul în momentul maxim al impulsului atingea cca 40 mV, cu polul pozitiv la interiorul membranei celulare (fig. 7-11)[44].

[44] Potențialul de acțiune (potențialul de vîrf—spike) se produce atunci cînd un stimul (electric, chimic, mecanic, fizic etc.), acționînd, asupra neuronului, crește brusc permeabilitatea locală a membranei pentru ioni în general și în special pentru Na și tulbură starea de repaus a membranei, determinînd depolarizarea ei. Potențialul de acțiune (110—120 mV) depășește cu mult potențialul de repaus (70—90 mV), fiind compus de fapt din potențialul de repaus plus repolarizarea în sens invers din momentul excitației, ceea ce arată că membrana nu suferă numai o simplă depolarizare, ci trece foarte rapid prin stadiul de depolarizare (aproape instantanee), pentru ca ulterior să se repolarizeze, dar în sens invers față de polarizarea de repaus (negativă la exterior și pozitivă la interiorul membranei (*n. ed. rom.*).

Pentru a explica acest comportament, trebuie să spunem cîteva cuvinte despre repartizarea ionilor, care generează diferența de potențial în repaus. Să ne imaginăm o membrană complet permeabilă pentru apă și ioni, dar impermeabilă pentru molecule mari; la exterior este apă, iar în interior soluția unei sări de potasiu a unei proteine oarecare. Sarea disociază în proteina încărcată negativ și ionii de potasiu încărcați pozitiv. Aceștia din urmă tind să străbată membrana prin difuziune în sensul gradientului concentrației lor; cu fiecare ion K^+ ce traversează membrana, se acumulează o sarcină pozitivă la exterior, ceea ce tinde să respingă difuziunea ulterioară a ionilor K^+. La un moment dat, se instalează un echilibru în care tendința potasiului de a difuza în afară pe baza gradientului său de concentrație este contrabalansată de sarcina electrică, ce acționează în sens opus.

Tabelul 7—1

Concentrația ionilor în axoplasma axonului de sepie și în sînge de sepie

Ionul	Concentrația	
	Axoplasmă	Sînge
K^+	400	20
Cl^-	40	560
Na^+	50	440
Izotianat	270	urme
Aspartat	75	urme
Alți acizi carboxilici:		
glutamat,		
fumarat,		
succinat	29	urme
$K^+ \times Cl^-$	16,000	11,200

După Hodgkin, Proc. Roy. Soc. B., 148, 1, 1958.

Asemenea *echilibre Donnan* sînt obișnuite în sistemele biologice în care se întîlnesc frecvent membrane semipermeabile și ioni de dimensiuni foarte variate. În toate aceste cazuri, se pot obține multe informații asupra distribuției ionilor implicați, determinîndu-le concentrația ionică pe cele două fețe ale membranei și (sau) diferența de potențial corespunzătoare. În cazul celulelor nervoase și musculare, potențialul de repaus are la bază un exces de ioni negativi în interiorul membranei (aspartat, izotianat și glutamat liber în nervii multor nevertebrate și probabil alți acizi în nervii altor animale)

care nu pot părăsi celula. Unele studii experimentale, dintre care vom prezenta cîteva în cele ce urmează, au demonstrat că potasiul și clorurile se repartizează pasiv, așa cum am arătat mai sus în cazul modelului. În schimb, sodiul pătrunde prin membrana nervului în repaus cu mare dificultate, mai mult, celula pompează activ sodiul în afară, cheltuind pentru aceasta energie metabolică. De aceea, sodiul are în afara celulei o concentrație de aproape 10 ori mai mare decît cea din interior, iar potasiul prezintă un raport al concentrațiilor aproximativ invers.

Detaliile privind baza ionică a diferențelor de potențial de repaus sînt de obicei trecute cu vederea în cărți de asemenea profil. Le vom prezenta în paranteză pentru cei interesați în acest domeniu.

Valorile concentrației sodiului, potasiului și clorului în axonii giganți ai sepiei și în sîngele acestui animal sînt prezentate în tabelul 7—1. Trebuie observat că produsele dintre concentrațiile potasiului și clorului (prezentate la sfîrșitul tabelului) sînt foarte apropiate în interior și în exterior; egalitatea produselor concentrațiilor ionilor difuzibili de cele două părți ale membranei este caracteristică pentru toate echilibrele Donnan. Bineînțeles, dacă pompa de sodiu nu ar funcționa normal, sodiul ar pătrunde treptat în celulă și potențialul de membrană ar scădea. Acest fenomen are loc în axonii intoxicați metabolic și de fapt constituie una din dovezile asupra existenței „pompei de sodiu". Observînd însă concentrațiile sodiului, înțelegem că ele nu explică valoarea potențialului de repaus. Pentru aceasta, potențialul echilibrului de sodiu (valoarea potențialului de membrană la care deplasarea *netă* a sodiului ar fi nulă, chiar dacă permeabilitatea ar fi nelimitată) ar trebui să aibă aceeași valoare ca potențialul de repaus măsurat. Deoarece gradientul de concentrație pentru sodiu este de cca 10 : 1, de la exterior spre interior; potențialul electric necesar pentru a contracara acest gradient ar trebui evident să fie pozitiv în interior și în realitate el este pozitiv în exterior. Este foarte interesantă tendința atît de puternică a sodiului de a pătrunde în celulă; vom reveni asupra acestui aspect cînd vom discuta despre impulsul nervos.

Se poate stabili o relație matematică între distribuția ionilor de o parte și de alta a unei membrane și potențialul electric dezvoltat la nivelul acesteia. Strict vorbind, toți ionii contribuie la potențialul membranei, deoarece toți sînt încărcați electric, dar această contribuție depinde de permeabilitatea membranei pentru diferiți ioni. Clorul și, mai ales, potasiul străbat ușor membrana și se distribuie pasiv ca urmare a asimetriilor electrochimice produse prin prezența unor anioni mari în interiorul celulei. Deoarece membrana este relativ impermeabilă pentru sodiu, și deoarece acest ion este pompat pe cale metabolică, el poate fi neglijat în determinarea valorii diferenței de potențial. Ecuația fundamentală pentru calcularea potențialului de membrană pe baza valorilor distribuției ionilor conține fracții pentru raportul concentrației tuturor ionilor, dar acestea sînt multiplicate prin constanta lor individuală de permeabilitate. Întreaga expresie se reduce de aceea la rapoartele concentrațiilor ionilor celor mai mobili, ceilalți putînd fi eliminați, deoarece contribuția lor este nesemnificativă. Astfel, ecuația lui Nernst dă valoarea potențialului de repaus folosind raportul concentrațiilor ionului, temperatura absolută, T, constanta lui Faraday (96 000 coulombi) și constanta gazelor, R:

$$E_o - E_i = \frac{RT}{F} \ln \frac{(C)int}{(C)ext}$$

diferența de potențial

Transformînd logaritmul natural în logaritm zecimal, presupunînd o temperatură de 20°C și introducînd constantele, formula devine (pentru ionul potasiu):

$$E_o - E_i = 58 \text{ mV} \log \frac{K^+ \text{ int}}{K^+ \text{ ext}}.$$

Introducînd valorile concentrației potasiului din tabelul 7—1 în ecuația lui Nernst, obținem un potențial de echilibru pentru potasiu de 75 mV, pozitiv la exterior, apropiat de valoarea de 70 mV găsită în cazul axonilor giganți de la sepie. (Cl^- este, de asemenea, în echilibru relativ la valoarea potențialului de repaus. Mai mult, modificările experimentale ale concentrației potasiului la exteriorul axonilor dau naștere unor potențiale de membrană schimbate, concordante cu valoarea de 58 mV la care ne-am aștepta în cazul unei creșteri de 10 ori a concentrației potasiului la exterior. În schimb, modificările concentrației sodiului au efecte reduse asupra potențialului de repaus. Asemenea procedee au fost pînă acum aplicate unei diversități de celule nervoase și potasiul pare să fie ionul determinant al potențialului de repaus în majoritatea cazurilor. (În cazul nervilor mielinici ai vertebratelor, clorul ar putea avea și el o importanță deosebită).

Care este situația modificărilor distribuției ionilor ce trebuie să aibă loc în perioadele de ordinul milisecundelor cînd o anumită regiune a membranei este implicată în modificările spectaculoase de tensiune asociate impulsului nervos? Descoperirea faptului că potențialul de repaus nu este abolit, ci inversat, a infirmat ideea că este vorba de o simplă creștere a permeabilității. Aceasta a fost înlocuită de o altă ipoteză, acceptată de majoritatea biologilor și cunoscută în general sub denumirea de „teoria sodiului". Aceasta constă în următoarele: 1) depolarizarea membranei celulei nervoase (ce se realizează fie prin aplicarea experimentală a unui curent electric, fie prin acțiunea anumitor stimuli fiziologici) îi sporește permeabilitatea pentru sodiu; 2) sodiul pătrunde în celulă în baza gradientului său electrochimic, depolarizînd astfel și mai mult membrana și mărindu-i și mai mult permeabilitatea, fapt ce accelerează la rîndul său pătrunderea și mai intensă a sodiului; cu alte cuvinte, fenomenele alcătuiesc un sistem de regenerare sau autoînnoire, bazat pe feedback pozitiv; 3) pătrunderea sodiului încetează îndată ce se atinge potențialul de echilibru pentru acest element, adică atunci cînd partea internă a membranei este destul de *pozitivă* pentru a genera un gradient electrochimic apt a se opune gradientului concentrației sodiului; 4) aproximativ în acest moment, permeabilitatea pentru sodiu este anulată, iar permeabilitatea pentru potasiu cunoaște o creștere marcată; ionii de potasiu părăsesc celula pe baza gradientului lor electrochimic, restaurînd potențialul de repaus la valoarea anterioară.

Dovezile în favoarea acestei ipoteze, fundamentale pentru înțelegerea funcționării neuronilor și pentru biofizica membranelor în general, merită oarecare atenție, mai ales în lumina unor recente progrese spectaculoase înregistrate în acest domeniu. Ne vom limita la trei aspecte cruciale. În primul rînd, să vedem în ce constă dovada

faptului că valoarea „de șoc" a impulsului este de fapt un potențial de sodiu. În al doilea rînd, se pune întrebarea dacă putem demonstra faptul că sodiul și potasiul străbat membrana în cantități egale și în sensuri corespunzătoare în timpul impulsului. În al treilea rînd, trebuie să vedem dacă deplasările sodiului și ale potasiului sînt suficiente pentru a determina sarcina electrică necesară pentru a explica modificarea de potențial observată.

Prima problemă o putem aborda folosindu-ne de ecuația lui Nernst pentru calculul potențialului de echilibru pentru sodiu.

Potențialul calculat din ecuația:

$$E_o - E_i = 58 \text{ mV log } \frac{Na^+ \text{ int}}{Na^+ \text{ ext}},$$

este de 54 mV, *pozitiv la interior*, foarte apropiat de valoarea vîrfului „de șoc". Ca și în cazul potențialului de repaus, modificările concentrației externe a sodiului (provocate de înlocuirea sodiului prin colină, cation ce nu poate pătrunde în celulă) determină modificări previzibile ale tensiunii în momentul de vîrf.

Cea de-a doua problemă, referitoare la demonstrarea practică a migrării ionilor se lovește de anumite dificultăți experimentale. Ea a fost abordată prin folosirea izotopilor radioactivi ai sodiului și ai potasiului. Axonii giganți pot fi plasați în apă de mare ce conține ^{24}Na sau în soluții cu ^{42}K pînă la încărcarea lor internă cu izotopul radioactiv și apoi transferate în soluții fără izotopi radioactivi. În repaus, acești axoni schimbă ionii cu mediul în care se află. Experiența presupune o comparație între un axon stimulat și unul nestimulat. În asemenea experiențe s-a constatat că axonii stimulați încorporează ^{24}Na și pierd ^{42}K mult mai rapid decît martorii nestimulați și rezultatele s-au reprodus constant. În mod obișnuit, stimularea se realizează la 100 impulsuri/s aplicate timp de cîteva minute. Ambii axoni sînt apoi scoși din mediu, spălați, li se măsoară radioactivitatea, după care sînt reimersați și măsurați din nou. Se calculează apoi suprafața axonului, iar încorporarea netă a sodiului de către axonul stimulat față de martorul nestimulat se exprimă în picomoli (pmol)/cm² de membrană, per impuls (pmol = 10^{12} mol). Același procedeu se aplică și axonilor încărcați cu potasiu. În mod constant, asemenea experiențe au arătat că aceste fibre nervoase încorporează cca 3,5 pmol sodiu/cm²/impuls și pierd o cantitate aproximativ echivalentă de potasiu. Astfel, pare neîndoielnic faptul că fiecare impuls este însoțit de o încorporare a sodiului și o pierdere de potasiu, așa cum prevede teoria sodiului.

Este oare suficientă trecerea ionilor prin membrana celulară pentru a explica modificarea de potențial? La această întrebare, cea de-a treia pe care am enunțat-o, răspunsul poate fi dat prin calcul. Membrana unei celule poate fi considerată, din punct de vedere fizic, ca o *rezistență* (egală cu inversul permeabilității sale pentru particule încărcate), dispusă în paralel cu mediul intracelular și extracelular care au rolul unui condensator, care înmagazinează sarcini electrice. După cum știm, dispozitivul fizic analog constă de fapt dintr-o pereche de plăci metalice între care se află un mediu rău conducător de electricitate (mediu dielectric) (de obicei, ulei). În cazul neuronului, rolul mediului dielectric este evident îndeplinit de membrana neuronului cu structură în mare parte lipidică. Ea separă deci două soluții bune conducătoare de electricitate. Dacă se conectează cele două plăci ale unui condensator la o baterie, curentul circulă pînă la încărcarea condensatorului, după care încetează. Capacitatea (a cărei unitate de măsură este Faradul) exprimă cantitatea de sarcină electrică pe care poate să o înmagazineze condensatorul. Această valoare depinde de suprafața plăcilor, de distanța dintre ele și de natura materialului izolator. Dacă se conectează o rezistență în paralel cu condensatorul, o parte din curentul aplicat condensatorului va trece prin rezistență, ceea ce va modifica timpul de încărcare al condensatorului. Dacă se determină timpul de încărcare (timpul cît circulă curent prin condensator) și se cunoaște valoarea rezistenței, fără a se cunoaște cea a capacității, sau invers, se poate calcula valoarea necunoscută. Electrofiziologii au reușit să calculeze pe baza acestui principiu, în cazul

multor membrane neuronale, valoarea capacității lor făcînd să fie străbătute de un curent și măsurînd timpul de încărcare și rezistența lor.

Există o relație simplă între capacitatea membranei și sarcina electrică ce trebuie să o străbată pentru a determina o anumită modificare a potențialului de repaus. *Transferul de sarcină* (în milimicrocoulombi) este egal cu CV (C = capacitatea, în microfarazi; V = tensiunea, în milivolți). În timpul impulsului, potențialul de membrană în cazul axonului gigant de sepie se modifică cu cca 100 mV; capacitatea este de cca 1,5 microfarazi. Deci curentul necesar pe cm² este de aproximativ 150 milimicrocoulombi și acesta poate fi purtat de 1,7 pmol de Na^+/cm². Conform experiențelor cu izotopi însă, migrarea ionică are valori mai mari, după cum am arătat mai sus. Diferența obținută prin cele două metode se explică în parte prin faptul că în timpul măsurării potențialului de membrană, în preajma impulsului maxim, potasiul începe să părăsească celula, în timp ce sodiul încă mai pătrunde în celulă; cele două modificări de permeabilitate se suprapun în oarecare măsură în timp. Astfel, cei doi curenți se opun unul altuia și o parte din curentul produs de sodiu se pierde din sarcina totală transferată.

Bineînțeles, acestea nu sînt singurele experiențe ce pledează în favoarea teoriei sodiului, dar constituie dovezile cele mai grăitoare. Dintre celelalte dovezi experimentale, două prezintă un interes deosebit. O primă categorie de dovezi au fost obținute prin măsurarea directă a curenților produși de sodiu și potasiu cu ajutorul unei tehnici ingenioase cunoscută sub numele de *blocarea potențialului*. Procedeul constă în trecerea curentului printr-un electrod intern, care modifică brusc potențialul de repaus al membranei. Un al doilea electrod care măsoară diferența de potențial este conectat cu un amplificator care trimite înapoi un curent de aceeași valoare cu cea a diferenței de potențial înregistrate. La o valoare a modificării potențialului de către electrod, la care se produce depolarizarea membranei este de presupus (conform ipotezei) că sodiul pătrunde în celulă. În mod normal, această trecere ar produce o diferență de potențial, care însă nu are loc datorită curentului furnizat de amplificator reglat în așa fel încît să țină potențialul constant (blocat). Valoarea acestui potențial este egală cu cea a curentului care ar fi fost produs de influxul de sodiu. Exact în același mod poate fi detectat curentul în sens opus produs de migrarea potasiului spre exterior.

Experiențele de blocare a potențialului dau rezultate ca cele prezentate în fig. 7 — 12. Primul curent are o orientare favorabilă migrării ionilor spre interior; al doilea, mai prelungit, este de sens opus. Aspectul înregistrărilor se aseamănă cu cel al graficelor fazelor ascendentă și descendentă ale potențialului de acțiune. Curentul orientat spre interior poate fi abolit fie prin reducerea concentrației externe a sodiului, fie făcînd ca etapa inițială de depolarizare să fie atît de intensă încît să aducă membrana la o valoare pozitivă la interior, dată de ecuația lui Nernst, ca potențial de echilibru pentru sodiu. Un curent mai prelungit poate fi modificat prin modificarea concentrațiilor potasiului.

Acest tip de experiențe le confirmă pe deplin pe cele menționate la început și au permis totodată stabilirea valorilor precise ale permeabilității membranei pentru sodiu și potasiu în diferite faze ale impulsului. La rîndul lor, aceste valori au fost folosite pentru descrierea formei impulsului în diferite condiții. O realizare relativ recentă și mai interesantă a constituit-o îndepărtarea citoplasmei unor axoni giganți și înlocuirea ei cu diferite perfuzii de soluții artificiale. Controlul conținutului intern al neuronului și al lichidului extern care scaldă neuronul a permis observații și mai detaliate asupra potențialelor de repaus și de acțiune, în condiții de alterare a compoziției ionice. Trebuie să admitem, în concluzie, că aceste rezultate confirmă satisfăcător teoria sodiului.

Aceste descoperiri scot la iveală o proprietate remarcabilă a membranei celulare. După ipoteza lui Bernstein, impulsul este cauzat de o creștere a permeabilității membranei, care permite amestecarea

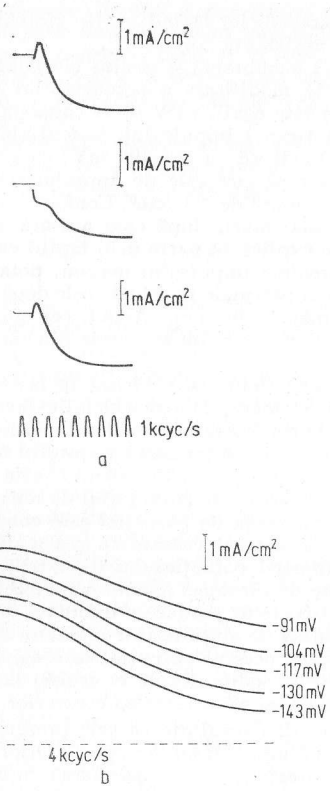


Fig. 7—12. Înregistrări obținute în experiențe de blocare a potențialului. În *a*) potențialul de membrană s-a redus cu 65 mV; curentul inițial este inversat cînd se îndepărtează sodiul din soluția externă (sus) și se restaurează cînd se reintroduce sodiul (înregistrarea de jos). Curentul opus este mai constant, aceasta datorîndu-se probabil ieșirii potasiului. *b*) Modificarea inițială de potențial are valoarea înscrisă la dreapta fiecărei curbe. O modificare de — 117 mV abolește complet curentul de sodiu inițial, aducînd membrana la valoarea potențialului de echilibru pentru sodiu. Modificări și mai mari fac ca sodiul să iasă, în loc să intre în celulă (după A.L. Hodgkin și A.F. Huxley, Cold Sprg. Harb. Symp. Quant. Biol., *17*, p. 43, 1952).

sarcinilor. Teoria sodiului însă pune în evidență un fenomen și mai uimitor: pentru durate de timp de ordinul cîtorva zecimi de miimi de secundă, permeabilitatea pentru sodiu se reduce *selectiv*, fără modificarea celei pentru potasiu, după care, tot atît de brusc, permeabilitatea pentru sodiu este anulată și cea pentru potasiu domină. Membrana nervului este deci capabilă să discrimineze acești ioni.

În încheiere, trebuie să ne punem întrebarea: Cum se propagă de-a lungul axonului această serie echilibrată de modificări de permeabilitate? Răspunsul îl oferă experiențele simple (fig. 7—13) în care se folosește curentul electric pentru stimularea unei fibre nervoase. „Regiunea activă" a fibrei nervoase — cea în care se exercită impulsul — se comportă în esență ca un electrod de stimulare itinerant. În această zonă, partea externă a fibrei este negativă în raport cu porțiunile adiacente. Curentul purtat de ioni se va scurge între zona activă și cea adiacentă, inactivă, iar direcția curentului este de așa natură, încît să

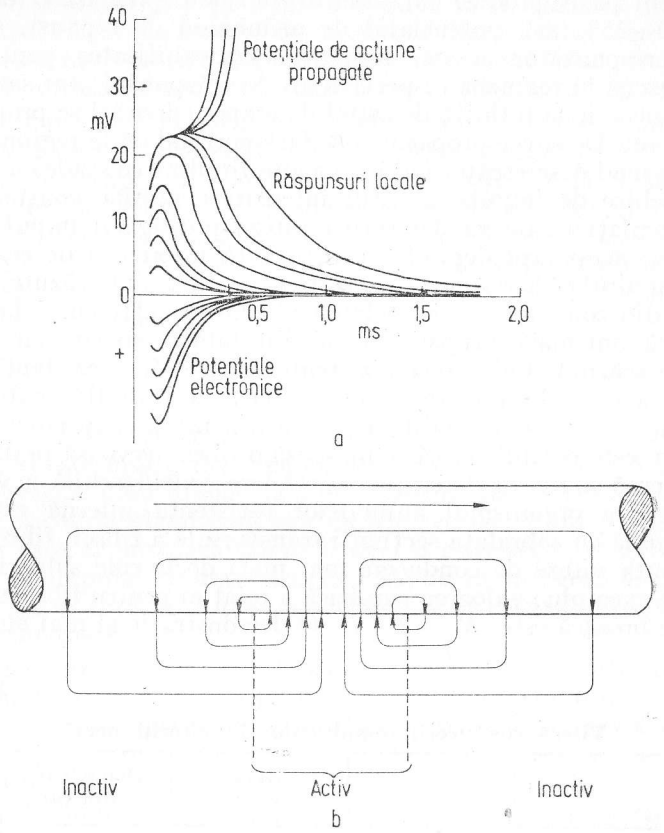


Fig. 7—13. a) Modificările de potențial provocate de curenți de diferite intensități, înregistrate la un axon gigant de sepie cu ajutorul unui electrod intern. Șocurile anodice generează doar potențiale pasive, locale, care hiperpolarizează membrana. La intensitate joasă, șocurile catodice produc imaginea în oglindă a acestora, dar la intensități mai mari, ia naștere un „răspuns local" și apoi un impuls complet, atunci cînd depolarizarea atinge o valoare de 22 mV sub potențialul de repaus. *b*) Distribuția curentului în jurul regiunii active a axonului gigant de sepie; această regiune (situată între liniile întrerupte) se definește ca zona în care curentul de membrană este orientat spre interior. Curentul orientat spre exterior, din regiunile situate în afara zonei active, acționează în sensul depolarizării membranei. Cînd atinge valoarea de prag arătată în (*a*), el devine, la rîndul său, activ; în felul acesta, impulsul difuzează în lungimea fibrei.

depolarizeze membrana din zona învecinată, aflată în repaus. Cînd acest curent pasiv produce un anumit grad de depolarizare (de obicei, cu cca 10—25% sub potențialul de membrană de repaus), se atinge pragul corespunzător acestei regiuni. Permeabilitatea pentru sodiu crește brusc și în regiunea respectivă are loc răspunsul „tot sau nimic". Printr-o succesiune infinită de astfel de etape, curentul se propagă de-a lungul fibrei. Deoarece propagarea se face pornind de la regiunea activă a fibrei în mod descrescător (adică, cu amplitudine ce scade cu distanța, spre deosebire de impuls, a cărui intensitate rămîne constantă), eficiența circulației sale va determina viteza propagării impulsului. La rîndul său, acest fapt depinde de rezistența internă și de cea externă de care curentul se lovește pe traseu. Dacă acestea sînt scăzute, curentul propagat din zona activă va declanșa răspunsul activ chiar la distanțe mari; dacă sînt mari, propagarea este limitată în spațiu, iar viteza de conducere scăzută. Cele două rezistențe critice sînt rezistența internă longitudinală a fibrei și rezistența externă a fluidului extracelular. Organismul nu o poate modifica pe cea din urmă; experimental însă, acest lucru este posibil. Dacă se plasează o fibră nervoasă în ulei, rezistența externă mare va determina o scădere considerabilă a vitezei de conducere. În organismul animalelor rezistența internă este invers proporțională cu suprafața secțiunii transversale a fibrei, fibrele groase vor prezenta viteze de conducere mai mari decît cele subțiri (tabelul 7—2). De exemplu: valoarea empirică a relației pentru fibrele nervului sciatic de broască este: $V = 2{,}5\ D$. O demonstrație și mai elocventă a

Tabelul 7-2

Viteza conducerii impulsurilor în diferiți nervi

Nervul	Viteza (m/s)	Diametrul mediu (μ)	t°C
Rețea nervoasă la meduză	0,5	6—12	
Fibre gigante la anelide (*Myxicola*)	10,0	500	
Axon gigant de sepie	20,0	200	20
Axoni motori la un crustaceu decapod	8	36	
	10	40	
	2,0	58	
Pisică A (mielinic)	78—102	13—17	
Pisică B (mielinic)	24—48	4—8	37
C	0,6—2	0,5—1	

După C.L. Prosser și F.A. Brown, Jr., Comparative animal Physiology, 2nd ed., Saunders, 1961, p. 595.

importanței acestei rezistențe interne s-a obținut prin scurt-circuitarea ei, în cazul axonului de sepie, prin inserarea unui filament axial subțire în centrul fibrei. În funcție de rezistența filamentului, care chiar și în cazul celor mai subțiri filamente este mult mai mică decît cea a citoplasmei, viteza de propagare poate crește pînă la de 200 de ori[45].

În cazul nervilor majorității vertebratelor, se observă un alt tip de adaptare. Fibra este învelită (fig. 7—9) într-o teacă groasă lipidică de mielină, întreruptă din loc în loc. Prin astfel de fibre nervoase, răspunsul „tot sau nimic" se produce numai la nivelul gîtuiturilor, astfel încît salturile au lungime îngrădită. Acest sistem sporește considerabil viteza de conducere (după cum se poate constata și din tabelul 7—2, în care se compară această viteză pentru fibre mielinice și amielinice de diferite diametre).

Sinapsa

Potențialul de acțiune al unei celule nervoase este o unitate informațională; el este însă util ca semnal de comunicare numai dacă poate provoca o reacție cînd ajunge la țintă. Destinația sa poate fi o fibră musculară, o celulă glandulară sau un alt neuron; tipul particular de răspuns pe care îl provoacă poate fi deci o contracție, o secreție sau inițierea altui impuls. În toate cazurile însă, un anumit efect al impulsului trebuie să se transmită prin joncțiunea dintre terminația nervului și celula următoare.

Asemenea joncțiuni, cînd leagă între ele două celule nervoase, poartă numele de *sinapse*; legăturile de același tip dintre celulele nervoase și fibrele mușchilor scheletici sînt numite *plăci motoare*. În ambele cazuri se pune aceeași problemă: prin ce mijloace se acoperă spațiul dintre cele două elemente?

Pentru început să analizăm cîteva aspecte ale acestui spațiu în sine. Se știe de mult că joncțiunile dintre celulele nervoase (sau dintre nervi și mușchi) cer un contact foarte intim între celulele implicate, într-atît de intim încît numeroși neuroanatomiști din secolul al XIX-

[45] Starea de excitație, de activitate, a unei celule se exprimă electric sub forma potențialului de acțiune. Acesta apare inițial numai în locul unde a fost aplicat stimulul, iar de aici se propagă în lungul membranei celulare, din aproape în aproape, prin intermediul unor *curenți locali*, descriși pentru prima oară de *Herman* în 1879. Fenomenul poate fi descris și bine studiat pe fibra nervoasă sau pe cea musculară și cercetările au arătat că între zona negativă în stare de activitate, de la suprafața exterioară a membranei, și zonele pozitive din jur ia naștere un curent local care se scurge de la zona încărcată negativ spre cea încărcată pozitiv. Un alt curent analog ia naștere și pe suprafața interioară a membranei celulare. Curenții locali acționează asupra zonelor pozitive, în stare de repaus întocmai ca polul negativ (catodul) al curentului electric, producînd în jurul zonei în stare de activitate o ușoară depolarizare a membranei celulare în repaus și declanșînd întregul proces ionic (*n. ed. rom.*).

lea considerau că între neuroni ar exista o continuitate celulară. De-abia spre sfîrșitul secolului al XIX-lea, mult după ce teoria celulară fusese bine fundamentată în cazul altor țesuturi, neurologul spaniol Ramon y Cajal a demonstrat că sistemul nervos nu este deloc o „rețea" neîntreruptă. Spațiul dintre neuroni este real, iar studiile relativ recente de microscopie electronică a sinapselor au scos la iveală faptul că membranele celulelor pre- și postsinaptice sînt distincte și separate, dar că spațiul dintre ele în zona de contact poate fi extrem de mic, de obicei cuprins între 200 și 500Å. În cazul plăcii motoare a mușchiului scheletic la vertebrate se observă o cutare complicată a membranei fibrei musculare sub terminația nervului care străbate fibra musculară prin anumite canalicule scurte longitudinale.

Multă vreme a existat o controversă în privința modului în care se face legătura dintre elemente peste spațiul sinaptic, și anume, dacă sînt implicate legături electrice sau chimice. Adepții ipotezei transmisiunii electrice considerau că acel curent electric generat de potențialul de acțiune în nervul presinaptic este adecvat pentru a depolariza neuronul postsinaptic și a iniția direct un impuls. Teoria chimică, în schimb, afirma că impulsul presinaptic acționează ca declanșator pentru eliberarea unor substanțe chimice care difuzează apoi prin spațiul sinaptic și acționează depolarizînd membrana postsinaptică a fibrei musculare.

Susținătorii teoriei chimice aveau de partea lor faptul că sinapsele manifestă o sensibilitate la substanțe chimice și o întîrziere în transmisie care nu caracterizează conducerea impulsurilor de-a lungul fibrelor înseși. În prezent e stabilit că transmisia la nivelul joncțiunii dintre nervii motori și mușchii scheletici ai vertebratelor este de natură chimică, implicînd, în mod specific, eliberarea *acetilcolinei* de către terminațiile nervilor motori. Merită să cercetăm mai detaliat dovezile ce pledează în favoarea acestei afirmații. În primul rînd, într-o soluție în care au fost stimulați nervi motori (dar nu alte feluri de nervi) se poate identifica acetilcolina. În al doilea rînd, acetilcolina aplicată fibrei musculare cu ajutorul unei micropipete poate determina potențiale de acțiune și contracție musculară, dar numai dacă este administrată în regiunea plăcii motoare. De fapt, concentrația acetilcolinei aplicată în acest mod, suficientă pentru a determina un răspuns al fibrei musculare, concordă cu cantitatea ce s-a dedus din calcule a fi eliberată de un singur impuls al unui nerv motor. Mai mult, aplicarea acetilcolinei în regiunea plăcii motoare dă naștere exact aceleiași succesiuni de fenomene electrice ca cea generată de stimularea unui nerv motor; aceste efecte nu se produc însă prin aplicarea unor curenți externi, așa cum ar presupune ipoteza stimulării electrice. În sfîrșit, se cunosc o serie de substanțe chimice ce interferă cu transmisia de la nerv la mușchi (fig. 7—14). Claude Bernard, marele fiziolog francez din secolul al XIX-lea, a fost primul care a demonstrat că sediul acestei interferențe este regiunea de joncțiune. El a injectat curara (o substanță folosită de indieni pentru otrăvirea săgeților) la o broască; deși prin aceasta animalul paralizează, Bernard a arătat că stimularea electrică directă a unui mușchi mai poate determina contracție. El a mai demonstrat că dacă aplicarea curarei se limitează la partea centrală a nervului motor, este posibilă o stimulare reflexă completă a mușchiului, ceea ce exclude posibilitatea ca toxicul să fie acționat asupra trunchiului

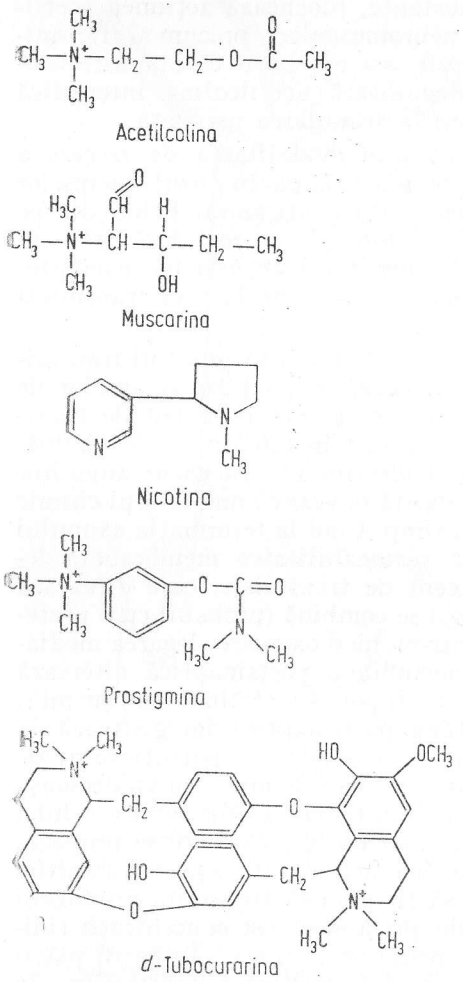


Fig. 7—14. Structura acetilcolinei și a cîtorva substanțe care interacționează cu ea. Muscarina, alcaloid extras din unele ciuperci, mimează efectele acetilcolinei asupra mușchilor netezi și asupra inimii, dar nu are nici un efect asupra mușchilor scheletici și nici asupra ganglionilor autonomi. Nicotina, pe de altă parte, se comportă exact invers. Prostigmina este unul din inhibitorii competitivi la nivelul centrului activ al acetilcolinesterazei și, de aceea, în doze scăzute, potențează acțiunea acetilcolinei, împiedicînd hidroliza acesteia. Curara (*d*-tubocurarina) blochează (probabil competitiv) combinarea acetilcolinei cu receptorii din mușchii scheletici.

nervos însuși. Curara, ca și alte substanțe, blochează acțiunea acetilcolinei aplicate la nivelul joncțiunii neuromusculare, precum și transmisia prin stimulare nervoasă; mai mult, s-a constatat că anumite substanțe ce blochează enzima care degradează acetilcolina intensifică și prelungesc răspunsurile mușchiului la stimularea nervoasă.

Concluzia că transmisia chimică este modalitatea de trecere a spațiului sinaptic a fost verificată pe scară largă în cazul sinapselor nervoase și în foarte multe cazuri ea a fost confirmată. Primejdia pe care o reprezintă astfel de generalizări biologice a fost însă relevată de descoperirea faptului că în cazul anumitor joncțiuni (de exemplu, unele care implică fibre ale unor nervi giganți de la rac) transmisia este de tip electric.

Succesiunea detaliată a fenomenelor ce au loc în procesul transmisiei (fig. 7—15) este asemănătoare în cazul majorității sinapselor de tip chimic. Terminația presinaptică are o rezervă de agent de transmisie, despre care se crede că ar fi localizat în microvezicule vizibile adesea la acest nivel, în microscopia electronică. În cazul anumitor joncțiuni, cum a r fi placa motoare, există dovezi că mediatorul chimic poate fi eliberat spontan din timp în timp. Cînd la terminația axonului parvin impulsuri, acestea alterează permeabilitatea membranei, determinînd o eliberare masivă de agent de transmisie, care difuzează prin spațiul restrîns al sinapsei și apoi se combină (probabil cu o proteină) pe membrana postsinaptică*. Într-un mod oarecare, legarea mediatorului la zona receptoare de pe membrana postsinaptică alterează permeabilitatea acesteia, astfel încît ionii pot să o străbată cu ușurință. Un microelectrod plasat în membrana postsinaptică înregistrează în acest moment o scurtă depolarizare, cu o scădere a potențialului de repaus. Dacă această depolarizare este suficient de mare, ea va declanșa un potențial de acțiune „tot sau nimic" în regiunea adiacentă a celulei postsinaptice și astfel se inițiază din nou un impuls, care se propagă. Acțiunea agentului de transmisie este de scurtă durată, așa cum de altfel și trebuie să fie, pentru ca sinapsa să fie gata să transmită următorul impuls. În acest scop, în regiunea sinaptică se găsesc concentrații ridicate ale unei enzime ce degradează mediatorul chimic. În cazul plăcii motoare, enzima este *colinesteraza*, care hidrolizează acetilcolina în ioni acetat și colină cu o rată extrem de ridicată. După cum am menționat

* Se știe astăzi că pătrunderea acetilcolinei în membrana postsinaptică a mușchiului se face prin intermediul unor receptori speciali situați pe această membrană. Acesta este numai un caz particular de comunicare intercelulară prin *intermediul receptorilor membranei*. Astfel de receptori au fost puși în evidență pe membranele celulare pentru o gamă largă de substanțe: hormoni, anticorpi, lecitine etc. Ei sînt de natură proteică (glicoproteică) și au un *caracter dinamic*, putîndu-și schimba poziția pe membranele din structura cărora fac parte, sau putînd fi *endocitați* odată cu substanțele pe care le leagă, și apoi *reciclați* în membranele din care s-au desprins (*n. ed. rom.*).

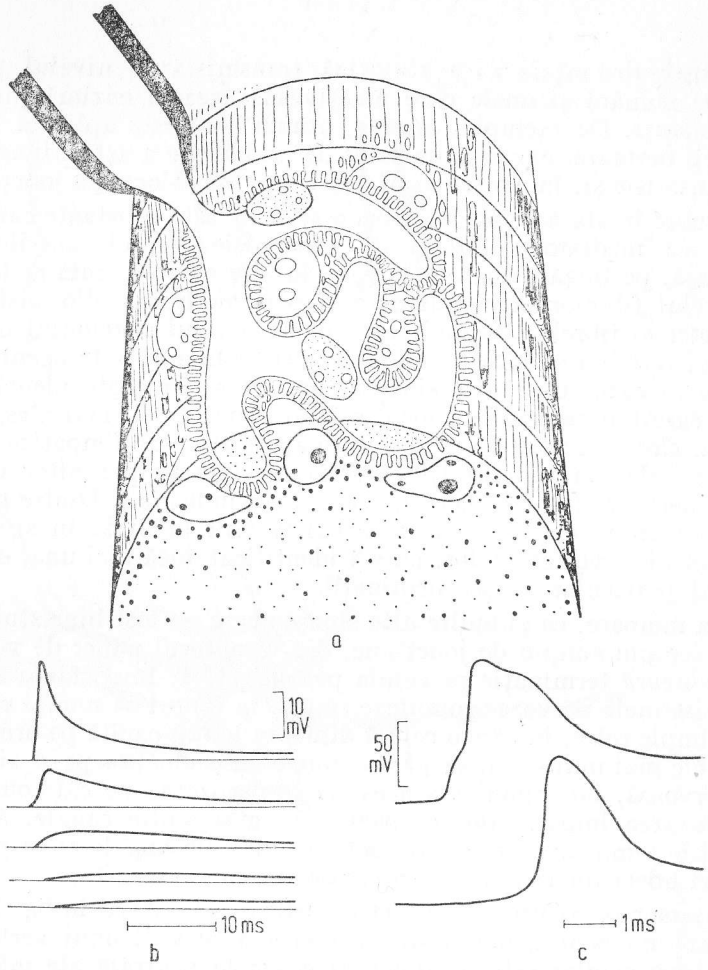


Fig. 7—15. a) Reprezentare schematică a relației dintre o fibră nervoasă motoare și fibra musculară pe care o inervează. Ramificațiile fibrei nervoase se distribuie în șanțuri de pe suprafața mușchiului, în care membrele celor două celule sînt apropiate, membrana fibrei musculare fiind foarte cutată (după G. Hoyle, *The Comparative Physiology of the Nervous Control of Muscular Contraction*, Cambridge, 1957). *b*) Potențialele plăcii motoare provocate prin stimularea nervului motor, înregistrate cu ajutorul unui microelectrod plasat în interiorul fibrei musculare; potențialul de sus s-a obținut imediat lîngă placa motoare, următoarele fiind obținute la 1 mm distanță între ele. Placa motoare a fost tratată cu curara, astfel încît potențialele plăcii motoare erau sub nivelul necesar pentru declanșarea unui potențial de acțiune în fibra musculară. *c*) Răspunsurile mușchiului necurarizat arată potențialul de acțiune muscular suprapus pe potențialul plăcii motoare. Înregistrarea din partea de sus a fost făcută în apropierea plăcii motoare, iar cea de jos, la distanță (după P. Fatt și B. Katz, J. Physiol., *111*, p. 46P, 1950).

nat, printre substanțele care afectează transmisia la nivelul plăcii motoare se numără și unele care inactivează această enzimă, numite *anticolinesteraze*. De exemplu, *eserina*, atunci cînd este aplicată la nivelul plăcii motoare, exercită un efect de prelungire a acțiunii agentului de transmisie și, în concentrații mari, unul de blocare a joncțiunii.

Se cunosc în afară de acetilcolină o serie de alte substanțe care pot funcționa ca mediatori chimici de transmisie. Astfel, acetilcolina funcționează, pe lîngă placa motoare, și în alte sinapse, cum ar fi cele de la nivelul fibrelor preganglionare și postganglioare din sistemul parasimpatic și fibrele preganglionare de la nivelul sistemului nervos simpatic al vertebratelor. Se știe însă că acetilcolina *nu* este agentul de transmisie în cazul unor alte sinapse, dar nu se cunoaște identitatea agenților care funcționează în locul său. Adrenalina și, mai ales, noradrenalina sînt eliberate de către terminațiile fibrelor simpatice postganglionare, dar în general își exercită efectele asupra altor celule decît cele nervoase (mușchi netezi, miocard, glande etc.). Dintre numeroasele substanțe de transmisie care există fără îndoială în sistemul nervos central al vertebratelor, nu s-a identificat încă nici una, exceptînd cazul particular al acetilcolinei[46].

Placa motoare, ca și multe alte sinapse care au fost bine studiate, este un exemplu simplu de joncțiune, din următorul punct de vedere: există *o singură* terminație pe celula postsinaptică. Importanța sinapselor în sistemele nervoase complexe constă în faptul că numai rareori ele sînt simple relee, în care o celulă dintr-un lanț o excită pe următoarea. De cele mai multe ori, se găsesc numeroase sinapse pe o singură celulă nervoasă, iar stimularea acesteia se realizează pe căi complexe prin eșalonarea impulsurilor ce parvin pe mai multe canale. Astfel, informațiile semnificative pot fi deosebite de cele banale și se produc răspunsuri adecvate la anumite *programe* de mesaje.

Un asemenea exemplu de sistem sinaptic este înfățișat în fig. 7—16. El prezintă un neuron motor din sistemul nervos al unui vertebrat, al cărui corp celular este localizat în coarnele ventrale ale măduvei spinării. Sute sau mii de fibre presinaptice se pot termina pe suprafața corpului celular și a dendritelor unui astfel de neuron. Fiecare din acestea descarcă un anumit agent de transmisie, atunci cînd un impuls parvine pînă la terminație, și prin aceasta se produce o depolarizare locală de membrană, măsurabilă cu ajutorul unui micro-electrod inserat în celula postsinaptică. Asemenea depolarizări, producîndu-se simultan, se pot însuma și, dacă depășesc un prag, vor declanșa un impuls de tipul „tot sau nimic". De obicei, inițierea potențialului de acțiune are loc într-o localizare foarte specifică: în cazul nostru, ca și în alte cazuri,

[46] În afara acetilcolinei s-au mai descoperit și alți mediatori chimici ca: norepinefrina, dopamina, acidul γ-aminobutiric (GABA) — (*n. ed. rom.*).

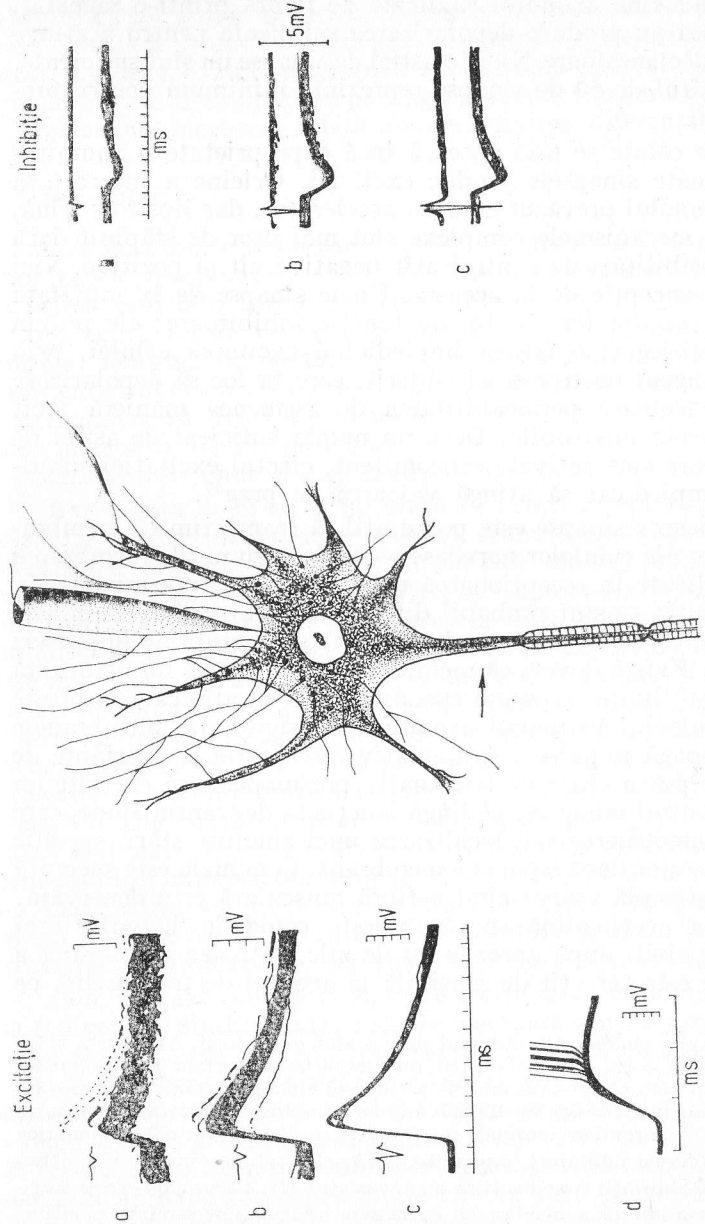


Fig. 7—16. Fenomene înregistrate cu un microelectrod la nivelul corpului celular al unui neuron motor spinal la un mamifer. Se prezintă o schemă a celulei nervoase cu microelectrodul implintat în ea; corpul celular și dendritele sînt acoperite cu terminații sinaptice dese, dintre care sînt reprezentate numai cîteva. În partea stîngă, se prezintă rezultatele stimulării cu intensități crescînde de la (*a*) la (*c*) a fibrelor senzitive din mușchiul inervat de nervul motor; potențialul sinaptic depolarizează celula tot mai mult, pînă cînd (*d*) declanșează un impuls propagat. Înregistrările din dreapta s-au obținut prin stimularea fibrelor senzitive ale unui mușchi antagonist; rezultatul este o hiperpolarizare a celulei, care se comportă ca inhibitor față de procesul excitator reprezentat în partea stîngă (după J.C. Eccles, *The Physiology of Nerve Cells*, Johns-Hopkins, 1958).

este vorba de rădăcina axonului (indicată pe figură printr-o săgeată(. O singură sinapsă nu produce depolarizarea suficientă pentru a atinge această valoare declanșatoare. Nici 10 astfel de sinapse nu sînt suficiente. Se pare că numărul de 50 de sinapse reprezintă minimum pentru producerea efectului.

În astfel de celule se mai observă încă o proprietate a anumitor joncțiuni: nu toate sinapsele produc excitații. Oricine a încercat să conducă un automobil prevăzut doar cu accelerator, dar lipsit de frînă, își dă seama că mecanismele complexe sînt mai ușor de stăpînit dacă dispunem de posibilități de control atît negative, cît și pozitive. Nici neuronii nu fac excepție de la aceasta. Unele sinapse de la suprafața unei celule, ca cea din fig. 7—16, au funcție inhibitoare; ele provin de la surse specifice și operează împiedicînd excitarea celulei, prin eliberarea unui agent de transmisie diferit, care în loc să depolarizeze membrana, îi afectează permeabilitatea de asemenea manieră încît depolarizările devin imposibile. Dacă un număr suficient de astfel de sinapse inhibitoare sînt activate concomitent, efectul excitației simultane poate fi împiedicat să atingă valoarea de prag[47].

Discutînd despre sinapse este poate util să reamintim că membranele subsinaptice ale celulelor nervoase — acele regiuni ale membranei care sînt specializate în recepționarea unor agenți de transmisie și în răspunsul la aceștia — sînt probabil diferite de alte regiuni, cum este cea a membranei ce învelește axonul, care este străbătută de impulsuri „tot sau nimic". Există dovezi că membrana subsinaptică nu manifestă niciodată permeabilitatea crescută specifică pentru sodiu care însoțește propagarea impulsului în lungul axonului. Cu siguranță, membranele prin care se propagă impulsuri sînt relativ insensibile la substanțe de transmisie. S-ar putea chiar ca terminația presinaptică să exercite un anumit tip de control inductiv, pe lîngă funcția sa de transmisiune, care să servească la menținerea sau localizarea unei anumite stări, specific diferențiate, a acestor două tipuri de membrană. Concluzia este sugerată de ceea ce se întîmplă atunci cînd o fibră musculară este denervată. Sensibilitatea la acetilcolină se răspîndește rapid în lungul fibrei musculare, pînă cînd, după aproape 20 de zile, întreaga membrană a fibrei musculare este tot atît de sensibilă la agentul de transmisie, pe

[47] Cele mai multe sinapse din sistemul nervos sînt excitatorii, dar există și sinapse cu acțiune inhibitorie (inhibiția fiind un mecanism important care intervine în funcția sistemului nervos). Mecanismul de acțiune al sinapselor inhibitorii este diferit față de cel al sinapselor excitatorii. Sub acțiunea impulsului nervos (potențialul de acțiune) la nivelul butonilor terminali presinaptici se distrug veziculele sinaptice și se eliberează mediatorii inhibitori (probabil GABA, glicocol, taurina etc.) ce determină creșterea permeabilității postsinaptice numai pentru K^+. Ca urmare, cresc sarcinile negative pe partea internă a membranei, iar la exteriorul ei cresc sarcinile pozitive, avînd loc o hiperpolarizare specifică (*n. ed. rom.*).

cît a fost inițial placa motoare. Astfel de informații atrag atenția asupra faptului că nu putem separa influențele integratoare exercitate de la o celulă la alta în timpul diferențierii de cele care se exercită la organismul adult. Evident, există un complex de controale intercelulare ce operează prin intermediul sinapselor, pe lîngă procesul transmisiei propriu-zise, și acestea nu încetează odată cu desăvîrșirea diferențierii.

Receptorii

Cele mai multe impulsuri nervoase centrale au la origine activarea unor celule receptoare diverse, care semnalează modificările produse în starea mediului intern și extern. Fiecare tip de receptor răspunde la o singură formă (rareori la mai multe) de energie stimulatoare: lumina, deformarea mecanică, temperatura, substanțele chimice sau chiar curentul electric. Aceste terminații senzitive se întîlnesc în mușchi și articulații, în structura organelor interne — în aceste cazuri răspunzînd la modificări ale mediului intern —, dar și la suprafața externă a organismului, unde percep modificările condițiilor externe.

Experiența de zi cu zi ne arată că acești receptori pot furniza informații despre intensitatea oricărui stimul, dar și despre durata și localizarea acestuia. Deoarece un impuls izolat, propagîndu-se de-a lungul axonului unui nerv senzitiv, se supune legii „tot sau nimic", perceperea intensității nu poate avea la bază modificarea amplitudinii impulsului, ci variația *frecvenței* unei serii de impulsuri (cu cît stimulul este mai intens, cu atît impulsurile sînt mai frecvente). Cu mult înainte ca aceste impulsuri să poată fi înregistrate electronic, psihologii arătaseră că nivelul senzației depinde de intensitatea stimulului de asemenea manieră că, cel puțin pe cea mai mare parte a spectrului de intensitate, nivelul senzației este proporțional cu logaritmul intensității. Cu alte cuvinte, un anumit organ de simț poate răspunde la o gamă mai mare de intensități decît dacă relația ar fi liniară. Ulterior, prin studiul impulsurilor propagate de-a lungul unor nervi senzitivi, s-a demonstrat că frecvența excitațiilor este, conform așteptărilor, legată de logaritmul intensității stimulului; în majoritatea cazurilor, frecvența se dublează la o creștere de 10 ori a intensității (fig. 7-17).

Cum inițiază celulele receptoare aceste salve de impulsuri codificate ca frecvență? Studii relativ recente efectuate asupra unor celule receptoare simple, cum sînt mecanoreceptorii, au dat un răspuns parțial la această întrebare. Înregistrările electrice efectuate la nivelul unei terminații receptoare arată că descărcarea impulsurilor este însoțită de o depolarizare a membranei celulei receptoare, care are un potențial de repaus ca și axonul celulei nervoase. Această depolarizare se aseamănă în aproape toate privințele cu cea care se produce la nivelul sinapsei prin intermediul substanței de transmisie: are amplitudine

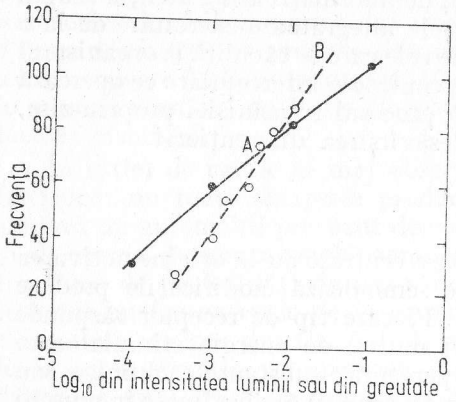


Fig. 7—17. Proporționalitatea dintre frecvența descărcărilor impulsurilor și logaritmul intensității stimulului în cazul fibrelor nervoase senzitive izolate. Sînt exemplificate date obținute în cazul a doi receptori foarte diferiți: fusul muscular de la mamifere (cercuri albe; după B.H.C. Matthews, J. Physiol., *71*, p. 64, 1931) și o omatidie a ochiului de *Limulus* (cercuri negre; după H.K. Hartline și C.H. Graham, J. Cell. Comp. Physiol., *1*, p. 277, 1932).

gradată și duce la generarea de impulsuri „tot sau nimic". În cazul celulelor senzoriale, această depolarizare a fost numită *potențial generator*, ea fiind cauza care generează impulsul. Potențialul generator se creează, pe căi necunoscute, în locul în care este absorbită energia stimulului. El difuzează amortizat (descrescător) exact ca orice potențial gradat și declanșează impulsuri, de obicei la oarecare distanță. Fig. 7-18 ilustrează procesul în cazul a două tipuri destul de diferite de mecanoreceptori: organul receptor din mușchii crustaceelor și corpusculul Pacini de la mamifere. Cel dintîi descarcă impulsuri ca răspuns la extensia fibrei musculare în care sînt răspîndite dendritele sale; potențialul generator se instalează în dendrite, dar impulsurile sînt inițiate într-un punct de pe axon situat la distanță considerabilă. Corpusculul Pacini, pe de altă parte, constă dintr-o terminație nervoasă amielinică înconjurată de o capsulă conjunctivă stratificată. Capsula transmite orice stres mecanic la terminația nervoasă, unde se instalează potențialul generator. Impulsurile se inițiază la prima gîtuitură Ranvier de pe nervul senzitiv, aflată imediat sub capsulă[48].

[48] Deși foarte diferențiați după specializarea lor, receptorii prezintă unele proprietăți funcționale comune. Fiecare receptor este un traductor capabil să asimileze o anumită formă de energie (proprie unor anumite categorii de stimuli informaționali) și să elaboreze influxul nervos, purtător al informației senzoriale. Odată cu elaborarea influxului nervos, receptorul asigură și o codificare calitativă a informației senzoriale. Codificarea calitativă are la bază procesul de specificitate al receptorilor (mecanoreceptorii recepționează excitanții de atingere, presiune, vibrații sonore etc.; chemoreceptorii recepționează excitanții gustativi, olfactivi etc.).

Codificarea intensității stimulării care are loc în timpul excitării receptorilor specifici este însoțită și de o modificare a potențialului de repaus al receptorilor, cu apariția *potențialului de receptor* (o variație negativă), care reproduce forma stimulului. Prin mecanismul transmisiei sinaptice sub acțiunea potențialului de receptor are loc depolarizarea postsinaptică și astfel ia naștere, în dendrita neuronului senzitiv, un

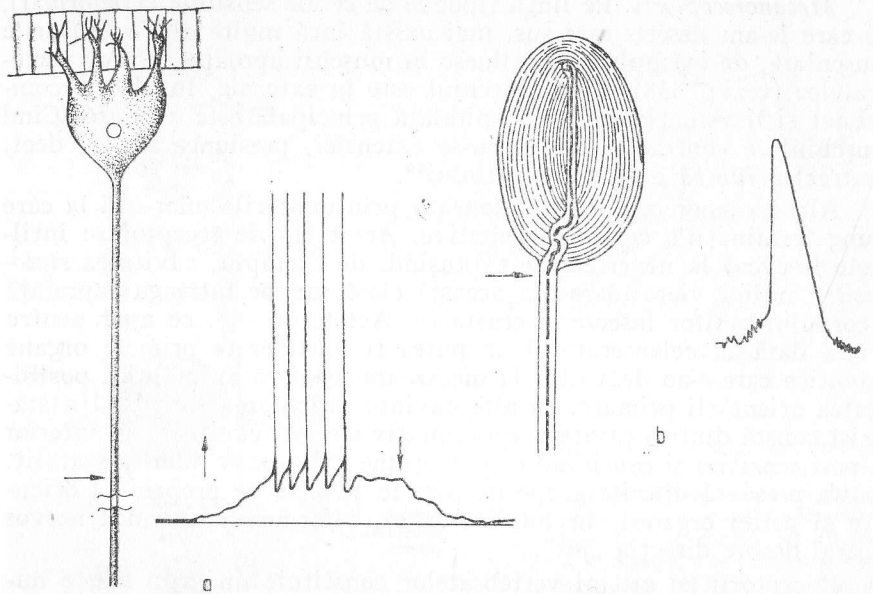


Fig. 7—18. Inițierea impulsurilor în două tipuri bine studiate de neuroni din mecanoreceptori. *a*) Organul receptor muscular de la rac; dendritele sînt înglobate într-un grup special de fibre musculare și sînt în felul acesta deformate atunci cînd mușchiul este în extensie; înregistrarea din dreapta arată o depolarizare (potențial generator) indusă în dendrite printr-o extensie rapidă și înregistrată cu ajutorul unui microelectrod plasat în corpul celular. Sînt evocate cinci impulsuri care iau naștere în punctul de pe axon indicat prin săgeată și se propagă în ambele direcții (partea din stînga, după C. Edwards și D. J. Ottoson, J. Physiol., *143*, p. 138, 1958); partea din dreapta, după C. Eyzaguirre și S.W. Kuffler, J.Gen. Physiol., *39*, p. 87, 1955). *b*) Corpuscul Pacini din țesut conjunctiv la pisică. Potențialul generator, care stă la baza vîrfului din înregistrarea din dreapta, este produs în regiunea amielinică a terminației din interiorul capsulei; impulsul ia naștere la primul nod Ranvier (săgeată). Răspunsul s-a provocat printr-o deformare mecanică rapidă aplicată capsulei (partea din stînga, după T.A. Quilliam și M. Sato, J. Physiol., *129*, p. 167, 1955; partea din dreapta, după W. Lowenstein și R. Rathkamp, J. Gen. Physiol., *41*, p. 1245, 1958).

potențial generator; acesta nu mai reproduce forma stimulului, dar codifică intensitatea (I) lui prin amplitudinea (A) potențialului, în cele mai multe cazuri după formula:

$$A = K \cdot \lg (I).$$

Potențialul generator se propagă în dendritele și soma neuronului senzitiv pînă în zona conului de origine al axonului, unde generează *potențialele de acțiune propagate*. Acestea sînt identice ca formă și amplitudine, dar frecvența lor (f) este modulată proporțional — dependent de amplitudinea potențialului generator (*n. ed. rom.*).

Mecanoreceptorii. Pe lîngă tipurile de celule sensibile la deformări, pe care le-am descris mai sus, mai există încă multe altele. Fusurile musculare, de exemplu, se întîlnesc în mușchii aproape tuturor vertebratelor (vezi p. 338). Cînd mușchiul este în extensie, fusul este comprimat și terminația nervoasă spiralată principală este excitată. Cînd mușchiul se contractă, opunîndu-se extensiei, presiunea scade; deci, contracția *inhibă* descărcarea fusului[49].

Alți mecanoreceptori funcționează prin mișcările unor cili la care ajung terminațiile celulelor senzitive. Acest tip de receptor se întîlnește frecvent la nevertebrate căptușind, de exemplu, cavitatea *statocistilor* multor viețuitoare din această clasă sau pe întreaga suprafață a corpului multor insecte și crustacee. Aceste organe, ce apar pentru prima dată la celenterate și ar putea fi considerate primele organe autentice care s-au dezvoltat la metazoare, conferă animalului posibilitatea orientării primare, cu alte cuvinte, orientarea sus-jos. Un statocist constă dintr-o cavitate aproximativ sferică, căptușită în interior cu peri senzitivi și conținînd o concrețiune calcaroasă numită statolit. Acesta presează diferite grupe de peri în funcție de propria sa orientare și astfel organul, în totalitatea sa, informează sistemul nervos central despre direcția „jos".

Receptorii cu cili ai vertebratelor constituie un grup foarte numeros, cu origine evolutivă comună în *linia laterală* a peștilor primitivi. Aceasta este alcătuită din receptori asemănători cu cei din fig. 7-19 *b*, răspîndiți în toată lungimea corpului, în canalicule deschise spre exterior. Aceeași origine o au și canalele semicirculare, otolitele și cohlea de la vertebratele superioare, adică sistemul senzorial al urechii interne (fig. 7-19 *a*). Examenul electronomicroscopic al perilor senzoriali înfățișează structura de bază a cililor din care, fără îndoială, au evoluat. Celulele receptoare în sine nu sînt neuroni, ca în exemplele anterioare, ci anumite celule epiteliale, iar neuronul senzitiv secundar face o sinapsă cu baza receptorului.

În canalele semicirculare (fig. 7-19 *a*) acești receptori sînt localizați în anumite dilatări (*ampule*) ale uneia din extremitățile canalului; cilii celulelor senzoriale sînt înglobați într-o cupulă gelatinoasă care se deplasează în interiorul ampulei ca o ușă batantă. Schimbarea planului canalului într-un sens intensifică descărcarea de impulsuri, iar schimbarea în sens opus reduce descărcările. Astfel, descărcările spontane permit răspunsuri bidirecționale, în așa fel încît omul, sau orice vertebrat, poate distinge devierile în ambele sensuri cu ajutorul labirintului de pe o singură parte a corpului.

[49] 1/3 din fibrele musculare ale unui mușchi scheletic sînt *fibre fuzoriale*, cu o inervație dublă; la capetele fibrei musculare se termină fibre nervoase somatice motoare, subțiri, axoni ai motoneuronilor gama din coarnele anterioare ale măduvei spinării; la mijlocul fibrei musculare se termină ramificat și în spirală, dendrita unui neuron senzitiv bipolar din ganglionul spinal — este fusul neuromuscular, proprioceptor, excitat prin întinderea fibrei musculare corespunzătoare (*n. ed. rom.*).

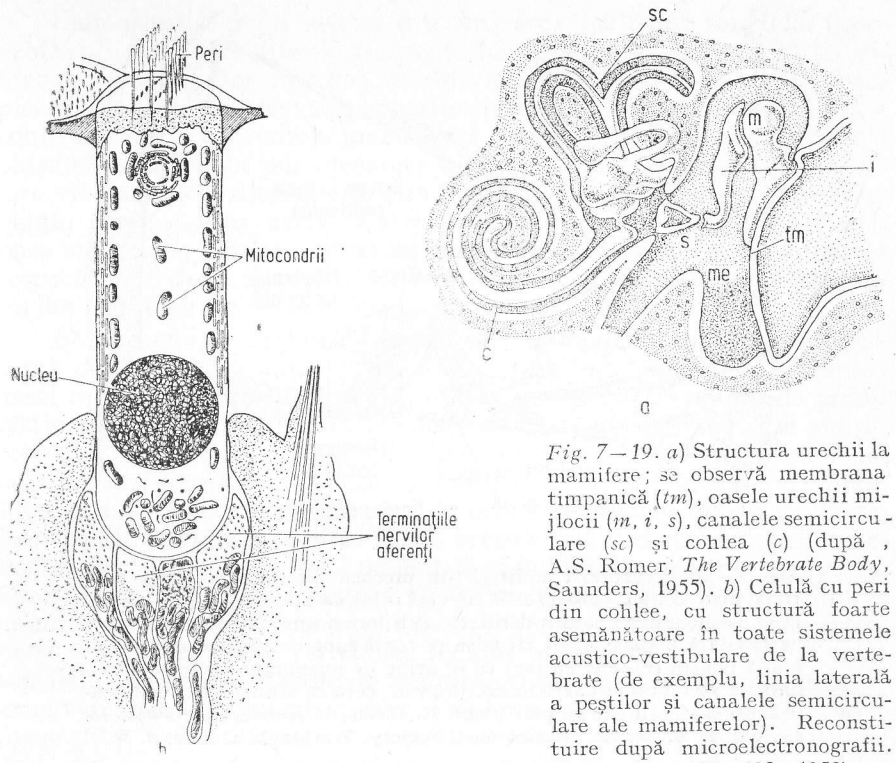


Fig. 7—19. a) Structura urechii la mamifere; se observă membrana timpanică (*tm*), oasele urechii mijlocii (*m, i, s*), canalele semicirculare (*sc*) și cohlea (*c*) (după , A.S. Romer, *The Vertebrate Body*, Saunders, 1955). *b*) Celulă cu peri din cohlee, cu structură foarte asemănătoare în toate sistemele acustico-vestibulare de la vertebrate (de exemplu, linia laterală a peștilor și canalele semicirculare ale mamiferelor). Reconstituire după microelectronografii. (după H. Engstrom și J. Wersäll, Exp. Cell. Res. Supp., *5*, p. 463—492, 1958).

Anumite otolite localizate imediat sub canalele semicirculare (macula utriculară și macula saculară) funcționează într-un mod foarte asemănător cu statocistii nevertebratelor. Totuși, unele celule senzitive ale maculei utriculei și maculei saculei nu participă la funcția de bază a recepției stimulilor de postură și mișcare, ci răspund la vibrații de înaltă frecvență (fenomen prezent, filogenetic, chiar la numeroase specii de pești).

Din aceste celule localizate în apropierea bazei labirintului a evoluat organul auzului la mamifere. La mamifere, *cohlea* este o structură în spirală, plină cu lichid (fig. 7-19 *a*), împărțită în interior pe aproape toată lungimea printr-un perete subțire (membrana bazilară) care poartă celulele ciliate (fig. 7-20). Cilii sînt înglobați într-o clapă numită

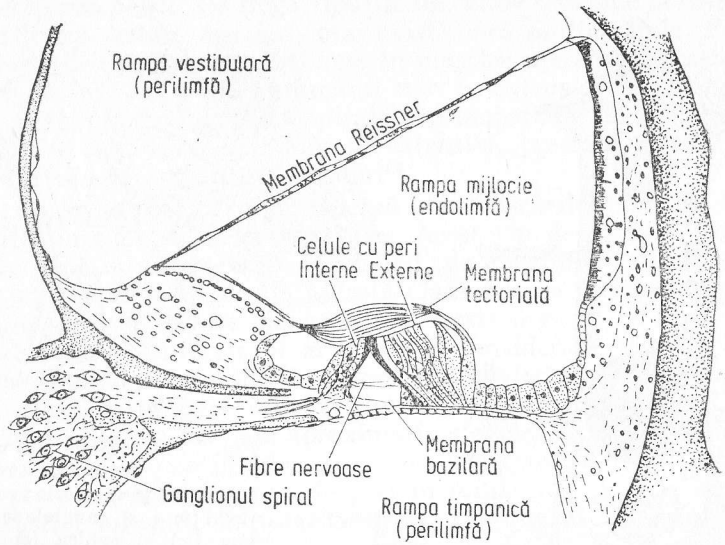


Fig. 7—20. Receptorii auditivi din urechea internă. Secțiune parțială prin cohlea cobaiului la nivelul celui de-al doilea tur de spiră. Dacă ne imaginăm cohlea derulată, sub forma unui cilindru, membrana bazilară împarte acest cilindru pe toată lungimea sa; această membrană poartă celulele cu peri ce se ating de membrana tectorială. Vibrațiile membranei bazilare excită perii, ceea ce stimulează nervii care inervează celulele cu peri (după H. Davis, în *Handbook of Physiology*, vol. I, American Physiological Society, Washington, 1959, p. 567).

membrana tectoria. Cînd membrana bazilară vibrează, ca răspuns la undele trimise la cohlee de membrana timpanică prin intermediul celor trei oscioare ale urechii mijlocii (ciocanul, nicovala și scărița), cilii sînt supuși unei forțe de forfecare, ceea ce determină o descărcare de impulsuri[50].

[50] Timp îndelungat s-a considerat că organele receptoare statocinetice sînt, în același timp, și organe auditive. În realitate însă, ele au altă funcție, *organ auditiv* fiind numai partea care se dezvoltă dintr-o evaginare a saculei, devenind melcul membranos. Acesta este despărțit în două scale (rampe) de o *lamă spirală osoasă* care pornește din *columela melcului osos*, lamă a cărei margine externă se prelungește cu o membrană fibroelastică, numită *membrana bazilară*. Pe membrana bazilară este așezată o formațiune complexă și deosebit de importantă, numită *organul* lui *Corti*. Partea apicală a acestuia este acoperită de o membrană (tectoria), care, de asemenea, pleacă de la marginea lamei spirale osoase. Organul lui Corti este format din *celule auditive* și din *celule* de *susținere*. Toate celulele auditive au la polul lor apical *cili*, care vin în atingere cu membrana tectoria. La polul lor bazal se distribuie arborizații dendritice, care vin prin membrana bazilară de la neuronii bipolari din ganglionul spinal (al lui Corti) (*n. ed. rom.*).

Cum permite acest sistem discriminarea înălțimii sunetelor (frecvența)? Sunetele de diferite frecvențe fac ca membrana bazilară să vibreze cu amplitudine maximă în diferite porțiuni ale cohleei: în apropierea bazei pentru frecvențele înalte și în apex sau în ultima spiră a cohleei, pentru frecvențele joase. Deși numeroși receptori sînt excitați chiar și de un sunet pur (deoarece o porțiune mare a membranei bazilare vibrează), cei dintr-o anumită regiune (diferită pentru fiecare frecvență) răspund mai activ. Puritatea senzației depinde însă de acțiunea sistemului nervos central în selecționarea vibrațiilor din regiunea respectivă, ceea ce se realizează prin inhibarea sau eliminarea răspunsurilor celulelor receptoare care sînt excitate mai slab[51].

Fotoreceptorii. Organele vizuale ale animalelor prezintă o gamă largă de structuri complexe cu aceeași finalitate funcțională. Pentru acest motiv ele au constituit dintotdeauna obiecte de studiu de predilecție pentru anatomiști, embriologi și evoluționiști. Cei mai simpli fotoreceptori sînt reprezentați de diverși neuroni și diverse celule musculare capabile să reacționeze la lumină. La numeroase nevertebrate inferioare se întîlnesc aglomerări de celule senzoriale localizate în tegument; la anelide și viermi plați, acestea pot fi dispuse sub o structură refractilă ce joacă rolul de lentilă și dublate de un strat pigmentar absorbant care face ca structura să răspundă exclusiv la lumina dintr-o anumită direcție. Asemenea ochi „simpli" (oceli) se întîlnesc și la artropode și chiar la unele vertebrate (ochiul pineal sau parietal al unor reptile). La grupele de animale complexe și active s-au dezvoltat însă organe vizuale complicate, cum sînt *ochiul compus* sau *ochiul de tip cameră fotografică*. Cel dintîi este caracteristic artropodelor în general, iar cel de-al doilea s-a perfecționat atît la vertebrate cît și la moluștele cefalopode, oferind un uimitor exemplu de convergență evolutivă. Planul general al acestor structuri este înfățișat în fig. 7-21.

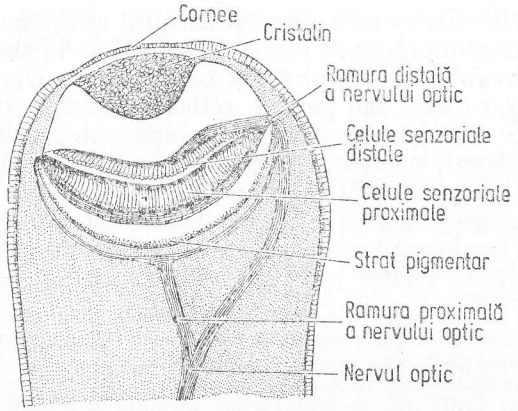
Ochiul vertebratelor este adeseori asemuit cu o cameră fotografică; orice fotograf amator entuziast este obligat însă să-i recunoască anumite trăsături remarcabile și deosebit de costisitoare. Diametrul pupilei poate fi controlat direct sau pe cale reflexă, astfel încît sistemul optic să primească o cantitate de lumină corespunzătoare luminozității de moment. Cristalinul, menținut în poziție cu ajutorul unor ligamente, suspensoare, își poate modifica forma și se poate deplasa înainte și înapoi (la unele specii de pești), ajustînd astfel focarul imaginii vizuale; totodată, cristalinul conține filtre de culoare care, de asemenea, schimbă calitatea luminii ce ajunge pe retină. Retina în sine constă din două

[51] Vibrațiile sonore se pot propaga în urechea internă și prin oasele cutiei craniene, mai ales atunci cînd sursa sonoră se aplică pe craniu. Odată cu membrana bazilară vibrează și organul lui Corti. Acesta este momentul și structura la nivelul căreia au loc traducerea și codificarea mesajului sonor într-o formă proprie sistemului nervos, aceea a potențialelor de acțiune propagată (*n. ed. rom.*).

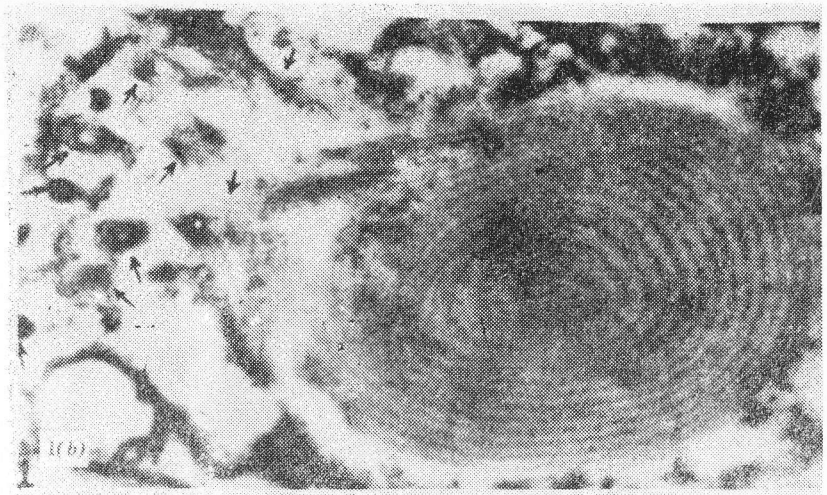
tipuri de celule vizuale: celule cu bastonașe și celule cu conuri; cele dintîi funcționează la lumină scăzută și dau o imagine difuză, dar sînt extrem de sensibile. Celulele cu conuri funcționează la lumină intensă și sînt concentrate într-o arie centrală (*fovea centralis*) care se „orientează" spre orice obiect ce necesită o discriminare fină. Granulația imaginii produse în această arie este extrem de fină, ceea ce permite o mare acuitate vizuală.

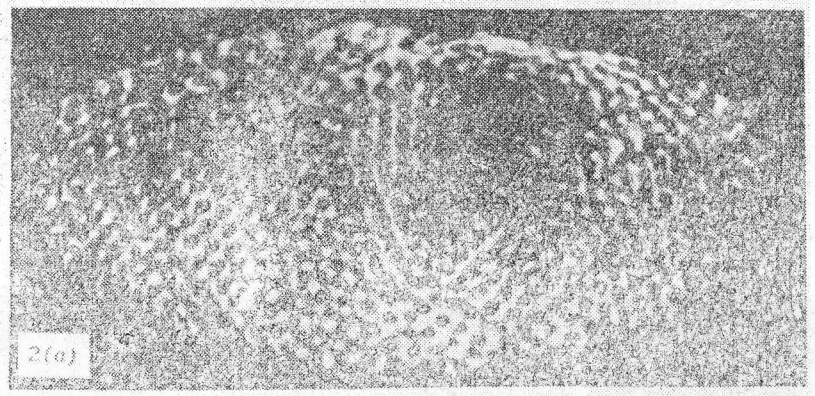
Pentru a răspunde la lumină celula receptoare trebuie mai întîi să o absoarbă. Examenul electronomicroscopic al multor tipuri de celule fotoreceptoare de la diferite animale scoate la iveală prezența unei structuri stratificate fine (fig. 7-21). Probabil nu întîmplător aceste celule vizuale seamănă, în această privință, cu cloroplastele plantelor, care sînt de asemenea angajate în absorbția și convertirea energiei luminoase. Atît în cazul celulelor cu conuri, cît și în cazul celor cu bastonașe de la vertebrate, membranele stratificate sînt derivate din cili. Toate celulele fotoreceptoare conțin un pigment fotosensibil, încorporat probabil în aceste straturi. Pigmentul este o substanță co-

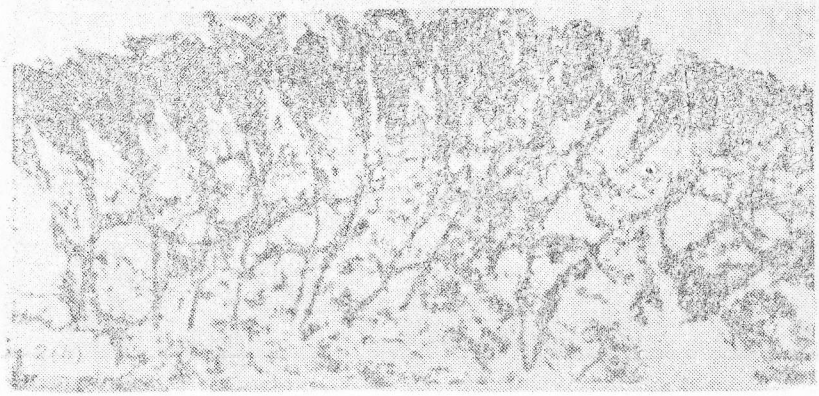
Fig. 7—21. Structura ochiului la diferite nivele. 1) Ochiul scoicii *Pecten*. 1*a*) Secțiune prin ochi, evidențiind structura dual㠠a retinei. (după W. Dakin, *Quart. J. Microscop. Sci.*, *4*, p. 49, 1910). 1*b*) Microelectronografie (20 000×) a organitelor senzitive dintr-o celulă retiniană distală (după W.H. Miller, J. Biophys, Biochem. Cytol., *4*, p. 227, 1958). 2) Structura ochiului la *Limulus*. 2*a*) Suprafața. 2*b*) Secțiune longitudinală evidențiind șirurile de omatidii din care este alcătuit acest ochi compus; 2*b*) este un preparat obținut prin impregnare argentică, în care se văd fibrele nervoase legîndu-se între ele după ce părăsesc omatidiile (după W.H. Miller, în F. Ratliff, *Sensory Communication*, W.A. Rosenblith ed., M.I. T. Press, 1960, p. 183). 2 *c*) Secțiune transversală printr-o omatidie, evidențiind rozeta de celule retiniene, cu rabdomere dispuse radiar. 2 *d*) Microelectronografie a regiunii rabdomerelor; microvilozitățile tubulare apar secționate transversal (după W.H. Miller, Ann. N.Y. Acad. Sci., *74*, 204, 1958).

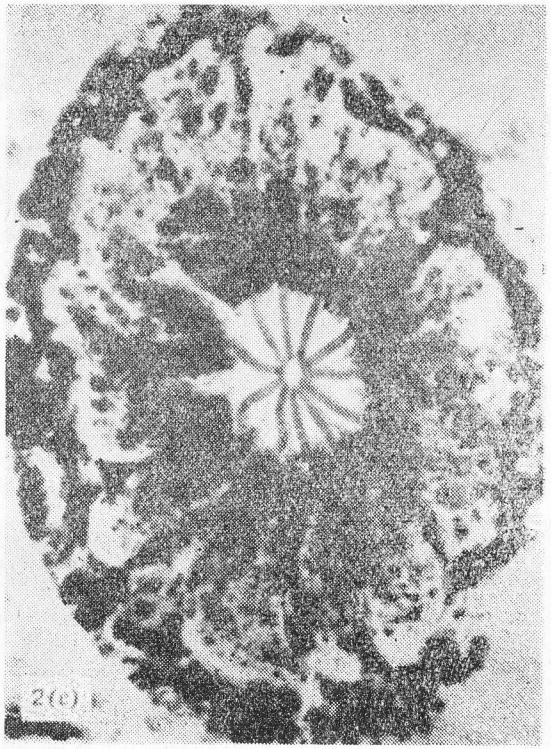


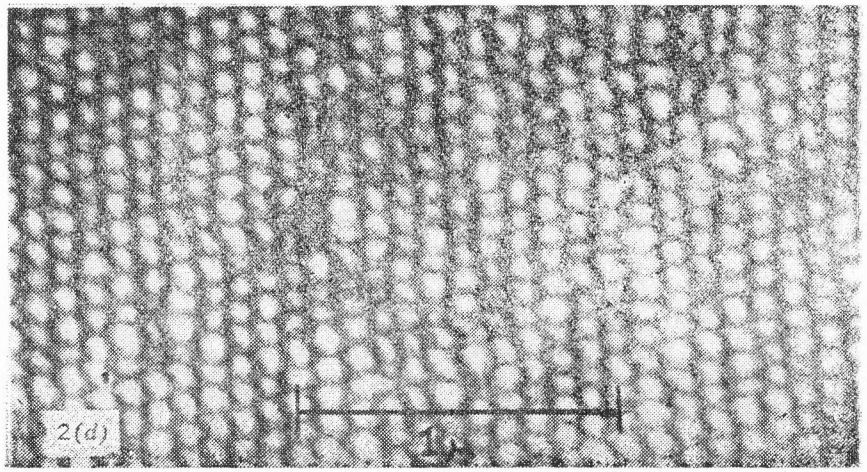
1 (a)

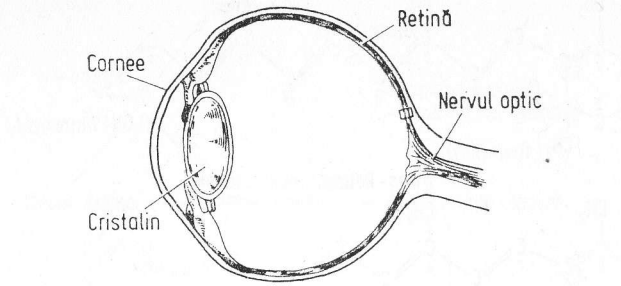




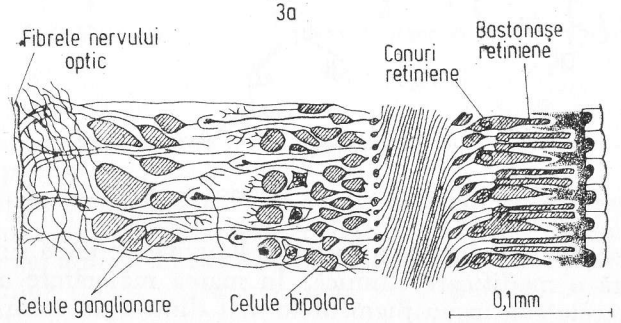




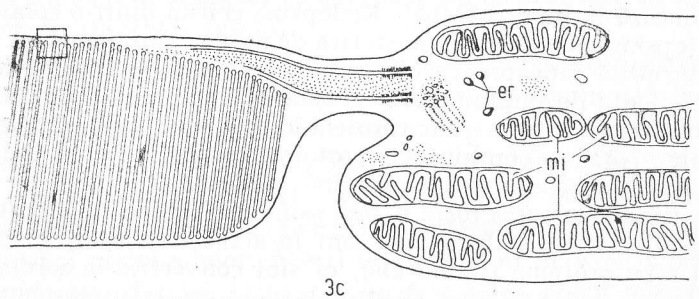




3a



3b



3c

3) Ochiul la mamifere. 3 *a*) Secțiune schematică pe care se observă subțirimea stratului sensibil care este retina; 3 *b*) Celulele senzoriale și elementele nervoase ale retinei; numeroși receptori converg într-o celulă bipolară și mai multe celule bipolare, într-o celulă ganglionară (modificat după S. Polyak, *The Retina*, Univ. Chicago Press, 1941). 3 *c*) Reconstituirea structurii fine a unui bastonaș pe baza unor microelectronografii. Segmentul extern este reprezentat de un teanc de discuri formate din evaginări ale filamentului ce leagă segmentul extern de segmentul intern nucleat (după E. de Robertis, J. Biophys, Biochem. Cytol., 2, p. 319, 1956). Este important de observat că în cazul tuturor acestor fotoreceptori, pigmentul vizual este organizat într-o structură receptoare alcătuită din membrane strîns unite, dispuse în spirală, la scoică, formînd tubuli la *Limulus* și discuri în bastonașele vertebratelor.

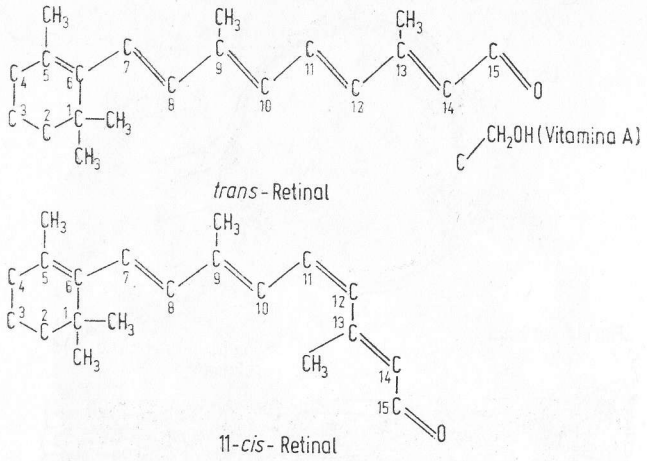


Fig. 7—22. Structura a doi izomeri ai retinalului.

lorată ce absoarbe lumina de o anumită lungime de undă suferind din această cauză o modificare chimică. În marea majoritate a celulelor fotosensibile, ele conțin un pigment format dintr-o substanță colorată (de natură carotenoidică, de exemplu) și o proteină (cromoproteidă). Un astfel de pigment este rodopsina, din retina vertebratelor (receptorii ce funcționează la lumină slabă). Rodopsina constă dintr-o componentă proteică (opsina) și o grupare prostetică de natură carotenoidică numită *retinal*, înrudită îndeaproape cu vitamina A (ceea ce explică legătura dintre deficiența de vitamină A și reducerea vederii la întuneric). Din cele cinci forme izomere ale carotenoidului, una singură (izomerul 11-cis) (fig. 7-22) se combină cu proteina pentru a forma rodopsina. Cînd aceasta absoarbe cuante de lumină, proteina și retinalul se separă și astfel dispare culoarea roșie a rodopsinei, care deci se decolorează. Moleculele de retinal eliberate nu sînt în aceeași formă izomeră ca în combinația cu proteina (forma cis), ci sînt convertite în forma trans. Printr-un ciclu biochimic ce implică interconversia vitaminei A și a retinalului (ciclu care în anumite cazuri poate chiar să scurtcircuiteze etapa formării vitaminei A) se formează retinalul, în forma adecvată combinării cu proteina pentru regenerarea rodopsinei. Așadar, aceeași lumină care stimulează procesul vederii duce și la epuizarea pigmentului necesar acestui proces, ceea ce reduce în continuare sensibilitatea. Recuperarea sensibilității după expunerea la lumină, pe care o constatăm cu toții cînd trecem într-un loc întunecos dintr-unul puternic luminat, poartă numele de „adaptare la întuneric"; rata acestui proces depinde

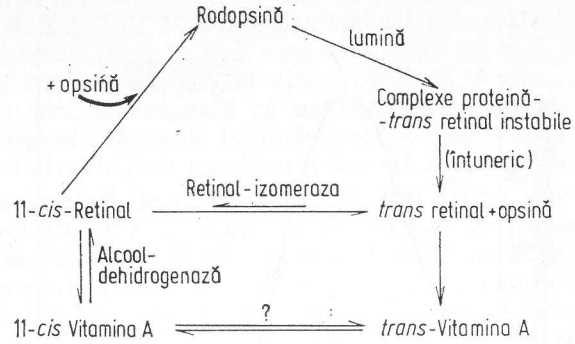


Fig. 7—23. Ciclul rodopsinei.

în cele din urmă de refacerea pe cale biochimică a rodopsinei[52]. Aceste cicluri sînt prezentate pe scurt în fig. 7-23.

Cum putem demonstra că un anumit pigment este responsabil de procesul vizual într-o celulă fotosensibilă? Tipul de demonstrație se aseamănă cu cel aplicat în cazul fotosintezei sau al altor procese dependente de lumină (Stern și Nanney, cap. 9). Pigmentul are un anumit *spectru de absorbție*, adică absoarbe radiații luminoase de anumite lungimi de undă mai eficient decît pe altele. Aceste radiații trebuie să fie și cele mai eficiente în procesul vizual, dacă pigmentul este într-adevăr responsabil de absorbția luminii.

Asemenea corelații au fost stabilite în cazul multor sisteme vizuale. Ca exemplu, în fig. 7-24 se prezintă această comparație în cazul bastonașelor din retina umană. Curbe similare pot fi prezentate în cazul rodopsinelor de la o mare diversitate de animale. Totuși, anumiți receptori conțin pigmenți vizuali cu proprietăți de absorbție diferite, deși au la bază tot retinalul. Cei mai interesanți sînt pigmenții din conurile retinei vertebratelor. Acești receptori sînt mai puțin sensibili decît bastonașele, dar lor li se datorează vederea acută și percepția

[52] Adaptarea la întuneric se face într-un timp relativ mare, de 20—30 min, și nu are aceeași valoare pentru întreaga retină. Procesul de adaptare se urmărește în camere obscure, stabilindu-se la intervale anumite de timp pragul de excitare luminoasă:
— pentru *fovea centrală* și pentru regiunile periferice ale retinei
— cu ajutorul unor fascicule luminoase dirijate spre fiecare regiune care se cercetează.
Pe această cale se constată că fovea centrală se adaptează complet la întuneric în timp de cîteva minute. Cu cît ne apropiem de periferia retinei, cu atît adaptarea se face mai lent și timpul de adaptare devine mai mare, adică pragurile de excitare devin mai mici, iar excitabilitatea maximă (*n. ed. rom.*).

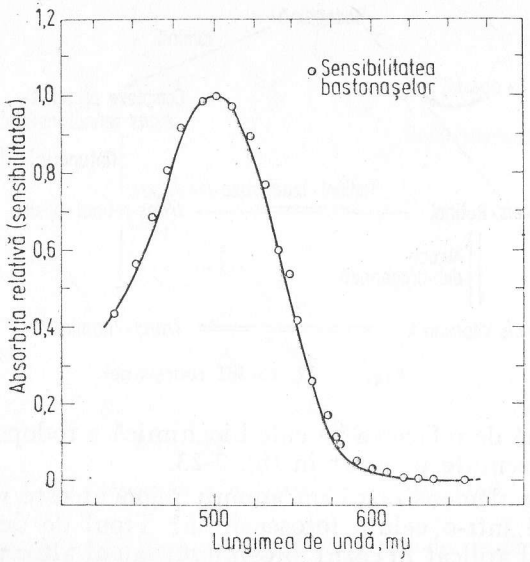


Fig. 7—24. Comparație între spectrul de absorbție al rodopsinei din bastonașe la om (linia continuă) și sensibilitatea spectrală a vederii difuze, apanajul bastonașelor (puncte) (după G. Wald și P.K. Brown, Science, *127*, p. 222, 1958).

culorilor. Singurul pigment izolat chimic[53] pînă acum din conuri — iodopsina — prezintă un spectru de absorbție cu un maxim mult mai apropiat de regiunea roșie a spectrului decît rodopsina; cînd trecem de la lumină slabă la lumină puternică și conurile intră în funcție, culoarea roșie devine mai intensă pentru ochi. (Această alterare a intensității a fost numită „efect Purkinje", după numele descoperitorului). În cazul special al retinei umane, există de fapt mai mulți pigmenți în conuri, corespunzători capacității de a distinge tonalitățile cromatice, așa cum s-a presupus acum mai bine de 100 de ani. Subiectul fotochimiei retinei nu poate fi considerat epuizat fără o mențiune asupra uimitoarei sensibilități a sistemului bastonașelor. Un subiect antrenat, adaptat la întuneric, poate distinge o rază de lumină verde de numai 100—200 cuante; calcularea pierderilor de lumină în

[53] Deoarece orice culoare se poate obține prin suprapunerea în proporții adecvate a trei fluxuri luminoase de frecvențe diferite, s-a presupus existența, în conuri, a unor pigmenți cu sensibilități spectrale diferite (la roșu, verde și albastru). Cei trei pigmenți s-au izolat din retina unor specii de pești, iar la om s-au izolat pînă acum doar unul sensibil la verde (clorolabul), și altul sensibil la roșu (eritrolabul) (*n. ed. rom.*).

aparatul optic al ochiului arată că pentru producerea senzației vizuale sînt eficiente de fapt cca 10 cuante ce trebuie absorbite de bastonașe. Deoarece zona afectată de stimuli conține mai multe mii de bastonașe, probabilitatea ca un bastonaș să absoarbă două cuante este neglijabilă. Statistic deci, se constată că un bastonaș poate da un răspuns absorbind *o singură cuantă* de lumină, ceea ce echivalează cu a afirma că bastonașul individual atinge limita teoretică de sensibilitate[54].

Absorbția luminii de către receptorii din retină este însă numai începutul procesului vizual. Impulsurile inițiate în fiecare din aceste elemente ale mozaicului vizual trebuie integrate în imaginea care, în final, este percepută și asupra căreia organismul acționează. La mamifere, procesul implică cinci seturi diferite de sinapse între celulele ce alcătuiesc calea vizuală. După cum se poate observa în fig. 7-21, conurile și bastonașele sînt conectate cu celule bipolare, iar acestea cu celule ganglionare; axonii celulelor ganglionare ajung, pe calea nervului optic, la o stație releu din talamus, de unde anumite fibre sînt proiectate în cortexul vizual. Retina nu este deci numai un „film sensibil"; în spatele celulelor receptoare se află o întreagă rețea nervoasă care acționează ca parte integrantă a creierului, ceea ce și este, de fapt, din punct de vedere embriologic (p. 178). Experiențele în care se înregistrează activitatea fibrelor nervului optic arată că fiecare fibră poate fi activată de lumina ce cade într-o zonă circulară a retinei, cu diametrul de cca 1 mm; astfel, *cîmpul de recepție* al unei fibre nervoase include mai multe mii de celule receptoare. Calea vizuală este așadar o *cale convergentă*: cca 100 000 de fibre (la mamifere) propagă activitatea a 7 milioane de receptori.

Chiar și în cadrul unei fibre a nervului optic, mesajul este complex (fig. 7-25). Dacă un microfascicul luminos este proiectat pe centrul cîmpului de recepție, el produce în momentul aprinderii descărcări de-a lungul nervului, iar dacă este proiectat la periferia cîmpului de recepție produce stingere; în cazul altor cîmpuri de recepție se observă

[54] *Vederea culorilor.* Cercetările de microelectrofiziologie efectuate în ultimii ani au permis lui Granit să elaboreze o teorie care să explice mecanismele de percepere a culorilor, *teoria modulatorilor*. Prin înregistrarea potențialelor de acțiune s-a constatat că în ochi există două sisteme care se completează reciproc. Un sistem care intră în excitare la o gamă mare de lungimi de undă și care ne dă senzația de luminozitate, numit *sistem dominator*, și un al doilea sistem, care se excită numai la anumite lungimi de undă, numit *sistem modulator*. Excitarea acestuia din urmă ne dă senzația de lumină colorată. În sistemul dominator intră două variante, unul fotopic, — reprezentat prin conurile care se excită la lumina zilei, prevăzut cu iodopsină, iar celălalt prin bastonașe — cu rodopsină, care se excită la lumina de noapte. Sistemul modulator este prevăzut cu pigmenți care intră în reacții fotochimice la lungimi de undă determinate. Cercetările biochimice moderne dovedesc într-adevăr existența și a altor pigmenți, în special în fovea centrală, care intră în reacție fotochimică numai la anumite lungimi de undă luminoase (*n. ed. rom.*).

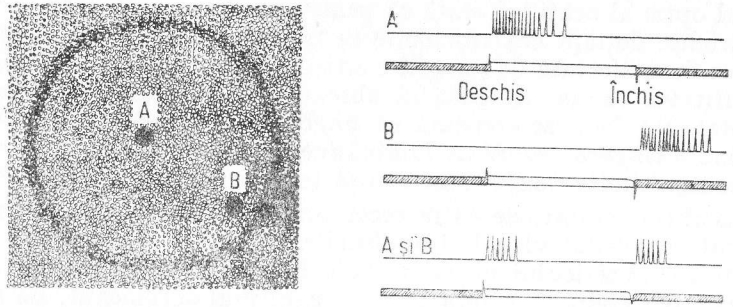


Fig. 7—25. Organizarea cîmpurilor perceptive ale retinei la un vertebrat. Cerculețele reprezintă zonele de receptori (cuprinzînd cîteva mii de receptori) care converg spre o singură fibră a nervului optic pe care o activează; înregistrările obținute pe aceste fibre sînt prezentate în partea din dreapta. Cînd un fascicul luminos este îndreptat spre centrul cîmpului, el evocă răspunsuri la aplicarea stimulului, iar cînd este îndreptat spre periferie, evocă răspunsuri la încetarea stimulului. Dacă se aplică fascicule luminoase și în centru și la periferie, simultan, se obține un răspuns combinat, dar fiecare impuls este mai slab decît cele individuale, ceea ce sugerează o oarecare inhibiție reciprocă între receptori (după D. Kennedy, Scientific American, *209*, p. 122, 1963; experimentul aparține lui S.W. Kuffler).

răspunsuri inverse. În centrul vizual cortical (p.353) o singură celulă nervoasă manifestă răspunsuri și mai complexe. Cîmpurile de recepție corespunzătoare celulelor nervoase din cortex pot fi „cartografiate" pe retină; adeseori ele sînt dispuse în linie (și nu circular), iar zonele ce răspund la „aprins" și „stins" sînt adeseori juxtapuse sau suprapuse[55]. În cazul unor celule corticale, de exemplu, răspunsul poate fi evocat prin trecerea prin cîmpul vizual a unui filament numai într-o anumită direcție sau sub un anumit unghi. Prin convergența și interacțiunea elementelor nervoase, un mesaj, care inițial constă dintr-o serie de impulsuri distincte în spațiu, devine o percepție rafinată organizată.

O parte din mecanismele fundamentale prin care se realizează acest proces complex se manifestă și în cazul unor sisteme vizuale mai simple, care, pe lîngă interesul intrinsec pe care îl prezintă, pot servi și ca modele de studiu. Exemplul cel mai bine studiat este ochiul compus al crustaceului *Limulus* (fig. 7-21). Fiecare unitate (omatidie) a

[55] Răspunsurile „aprins" și „stins" se referă cel mai adesea la unele celule receptoare care generează unul sau mai multe impulsuri numai la începutul stimulării (receptori de tip ON-aprins), altele la încetarea stimulării (receptori de tip OFF-stins); iar altele la începutul și la sfîrșitul stimulării (receptori de tip ON-OFF). Toate aceste trei tipuri de receptori au fost identificate, de exemplu, și în ochiul compus al crabului *Limulus*, iar răspunsuri ON, OFF și ON-OFF sînt întîlnite și la celulele ganglionare din retină (*n. ed. rom.*).

acestui ochi cuprinde 8 celule receptoare, dar o singură fibră nervoasă funcțională trece în nervul optic și pe parcursul acesteia se poate înregistra o salvă de impulsuri în momentul iluminării. Fiecare fibră însă interacționează cu fibrele vecine în felul următor: cînd o anumită omatidie (A) este iluminată, se produc impulsuri de o anumită frecvență în fibra nervoasă corespunzătoare; dacă apoi se ilumineză o omatidie adiacentă, frecvența descărcărilor pe fibra A scade. Deci, orice omatidie *inhibă* omatidia vecină prin intermediul unor conexiuni transversale dintre fibrele nervoase, care acționează astfel ca sinapse inhibitoare. Însemnătatea acestui fenomen constă în accentuarea contrastelor: dacă în cîmpul vizual se află o zonă întunecată și una luminată, unitățile morfologice aflate în zona luminată exercită o inhibiție relativ puternică asupra celor din partea întunecată și astfel limita dintre cele două zone este percepută mai clar prin intensificarea contrastului dintre ele. Ochiul de *Limulus* mai oferă și unele indicații referitor la ceea ce se întîmplă în celulele sistemului vizual al vertebratelor, care descarcă impulsuri în situația „aprins". Stingerea bruscă a luminii ce cade pe o omatidie va opri impulsurile produse de aceasta, dar totodată va elibera omatidia învecinată de sub inhibiție, permițîndu-i să descarce impulsuri la noi stimuli luminoși. Pe baza acestor relații, ilustrate în fig. 7-26, putem trage o serie de concluzii privind complexitatea răspunsurilor ce se observă în cazul fibrelor nervului optic de la vertebrate. Totuși, sîntem încă departe de a fi elucidat problema legăturii dintre funcționarea nervilor senzitivi și procesul percepției.

Chemoreceptorii. Pentru numeroase organisme, sensibilitatea chimică este o fereastră deschisă către mediul înconjurător, la fel de importantă ca auzul și vederea pentru om. La fluturi masculii zboară spre femele, chiar la întuneric, orientîndu-se cu ajutorul unor receptori situați pe antene, sensibili la cîteva molecule ale unei substanțe volatile secretată de femelă [56]; somonii se orientează într-o apă curgătoare, depășind toate răscrucile derutante, pentru a ajunge în zona din care au plecat ca alevini cu 5—6 ani în urmă și în care are loc depunerea icrelor. Din păcate, cunoștințele privind funcționarea unor astfel de sisteme de chemorecepție, din care face parte și epiteliul olfactiv de la mamifere, nu au înregistrat progrese prea mari. Se știe că numeroși neuroni răspund la stimulii chimici, ceea ce, de altfel, stă la baza

[56] La insectele care trăiesc în „oceanul aerian", receptorii olfactivi au în mod evident o importanță primordială, fiind foarte perfecționați nu numai în vederea căutării hranei, ci pentru orientarea activității sexuale, datorită unor substanțe specifice (feromoni), emanate de insectele de un sex și detectate, cu o sensibilitate extraordinară, de către partenerii de sex opus. De exemplu, femela fluturelui de mătase (*Bombyx mori*) prezintă niște glande epidermice abdominale care emană o substanță alcoolică numită „bombicol" detectată numai de celulele receptoare din antenele masculilor (*n. ed. rom.*).

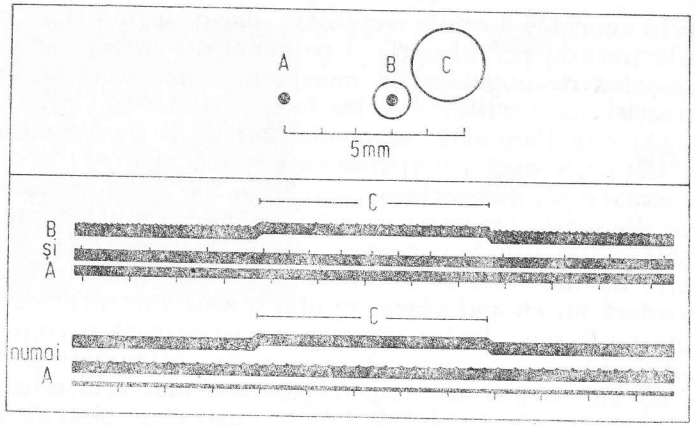


Fig. 7—26. Răspunsuri complexe înregistrate în cazul ochiului de *Limulus*. *A*, *B*, *C* reprezintă trei stimuli luminoși îndreptați spre mozaicul omatidiei (fig. 7—21). Sînt înregistrate impulsurile nervoase corespunzătoare omatidiei *A* (traseul din partea de sus) și omatidiei *B* (traseul din partea de jos). În prima experiență *B* și *A* sînt iluminate concomitent, dar *B* cu un stimul mai intens; la mijlocul înregistrării, se aprinde *C*; are loc o suprimare a descărcării de impulsuri în *B*, prin inhibiție laterală, ceea ce, la rîndul său, scoate pe *A* de sub inhibiție și îi accelerează descărcările. Înregistrarea din partea de jos arată că dacă *B* nu este aprins, stimulul din *C* nu are nici un efect asupra frecvenței descărcărilor în *A*. Se consideră că răspunsurile fibrelor nervului optic la vertebrate (vezi fig. 7—25) se produc prin astfel de interacțiuni regionale inhibitoare (după F. Ratliff, în *Sensory Communication*, W.A. Rosenblith, ed., M.I.T. Press, 1960, p. 183).

transmisiunii la nivelul sinapselor, dar nu se cunoaște în nici o situație particulară modul în care o moleculă stimulatoare este absorbită de către o celulă chemoreceptoare, sau mecanismul prin care ea inițiază impulsuri. Capacitatea *discriminării mirosurilor*, atît de dezvoltată în cazul epiteliului olfactiv al mamiferelor, este în mod tipic învăluită în mister: substanțe care miros la fel pot fi complet diferite din punct de vedere chimic și există atît de multe categorii de substanțe ce pot fi discriminate, încît este greu de presupus că la toate acestea răspunde un singur tip de celule receptoare[57].

[57] Înregistrările electro-olfactogramelor au dus la elucidarea unor mecanisme prin care are loc excitarea receptorului olfactiv. Moleculele substanțelor mirositoare solvate în mucusul ce acoperă epiteliul olfactiv sînt „recunoscute" și absorbite selectiv la suprafața ramificațiilor dendritice olfactive, de către unii receptori specifici localizați în membrana acestora, după tipul reacțiilor „substrat-enzimă" sau „drog-receptor". Ca urmare, apare un potențial generator și apoi potențialul de acțiune propagat care codifică astfel mesajul informațional al odorivectorilor (*n. ed. rom.*).

Alte tipuri de receptori. Se cunosc receptori sensibili la alte tipuri de stimulare, și probabil se vor mai descoperi încă alții. De exemplu, anumite celule sensibile la temperatură răspund prin intensificarea descărcării de stimuli la temperaturi ridicate; poate cei mai sensibili receptori de acest tip sînt cei din organul abdominal al șarpelui cu clopoței, animal care își detectează prada pe baza temperaturii[58]. Alți receptori ai temperaturii sînt stimulați de temperaturile scăzute. Anumiți pești utilizează pulsuri electrice slabe pentru orientare și posedă electroreceptori, localizați lateral, care își modifică descărcările ca răspuns la mici schimbări ale cîmpului electric înconjurător[59].

Toate aceste canale energetice furnizează informația pe care organismul trebuie să-și bazeze răspunsurile și de care depinde supraviețuirea sa. Ce se întîmplă însă cu aparatul de răspuns propriu-zis?

Efectorii

Într-un sens larg, orice celulă care exercită o anumită activitate în cadrul organismului este un efector; această definiție este atotcuprinzătoare. Biologii consideră însă efectorii, într-un sens mai restrîns, ca acele celule care inițiază mișcări ale unor părți ale organismului sau care produc diferite tipuri de energie ce acționează asupra mediului. Mușchii, organele electrice și cele luminescente sînt efectori, ca și celulele care produc hormonii și astfel afectează activitatea altor celule. La organismele simple, efectorii sînt adeseori *de tip independent*, cum sînt mușchii osculari ai spongierilor, despre care am amintit mai înainte, nematociștii („celule urzicătoare") celenteratelor sau celulele care flanchează stomatele plantelor. Caracterul independent al acestora constă în faptul că acțiunea lor este declanșată de însăși celula res-

[58] Unii șerpi posedă un așa-numit organ termic, în care sînt grupați în număr mare receptori de radiații infraroșii, cu ajutorul cărora pot fi detectate și localizate animalele ce pot servi drept pradă, pe baza radiației termice. Astfel, șarpele-cu-clopoței prezintă într-un infundibul de pe partea frontală a capului o membrană groasă de 10—15 μm, bogat vascularizată și în care sînt numeroase terminații dendritice ramificate. Acestea pot detecta o variație de temperatură de 0,001°C (*n. ed. rom.*).

[59] Relativ recent, s-a descoperit că numeroase specii de pești posedă organe electrice, capabile să emită însă numai pulsuri slabe (de cca 1 V), fie sub formă de salve scurte, fie în mod continuu. Peștii respectivi posedă în cadrul liniei laterale elemente receptoare capabile să detecteze eventualele distorsiuni produse de obiectele din jur asupra cîmpului electric produs de către ei înșiși sau să sesizeze prezența unor cîmpuri electrice care se compun cu acestea.

Sensibilitatea acestor electrodetectori este foarte ridicată la unii pești, care pot detecta și evidența prin modificări comportamentale variații de cîmp electric de $3 \cdot 10^{-6}$ V/m.

Alți pești, de exemplu somnul și rechinul, nu generează un cîmp electric propriu, dar pot detecta semnale electrice de genul biopotențialelor tisulare emise de către organismele din vecinătatea lor (*n. ed. rom.*).

pectivă în urma unui mecanism receptor propriu. În cazul multor tipuri de celule, organitele celulare se comportă ca efectori; un exemplu obișnuit îl constituie cilii și flagelii, despre care am vorbit în cap. 2, organite importante pentru locomoția unor organisme unicelulare și a unor celule ale metazoarelor. În această secțiune ne vom ocupa de acele sisteme efectoare care se află sub controlul unitar al organismului, fiind de obicei acționate cu ajutorul stimulilor nervoși sau endocrini.

Chiar limitîndu-se numai la acești efectori, domeniul ne apare foarte vast; de aceea, ne vom concentra atenția asupra unui singur sistem efector, și anume mușchiul. Dintre toate proprietățile organismelor, mișcarea este fără îndoială una dintre cele mai spectaculoase și mai importante. Plantele pluricelulare, limitate în marea lor majoritate la o existență sesilă permisă de autotrofie, pot face față nevoilor vitale numai cu ajutorul unor mișcări reduse produse prin creștere diferențiată. La plantele superioare, numai ocazional sînt necesare mișcări mai rapide, pe care planta le efectuează de obicei cu ajutorul presiunii de turgescență ce se realizează prin mecanisme de transport activ (de exemplu, închiderea stomatelor, mișcările rapide ale frunzelor la *Mimosa* sau expulzarea forțată a semințelor și a sporilor din organele de fructificare). Animalele, în general, trebuie să fie capabile de mișcări relativ rapide ale corpului sau ale unor părți ale corpului și, pentru aceste activități dirijate, mușchii reprezintă instrumentele aproape universal utilizate.

Structura mușchiului. Toate celulele musculare funcționează exclusiv prin scurtare, iar tipul de mișcare pe care îl produc depinde numai de modul în care ele sînt interconectate. La toate nevertebratele care sînt lipsite de schelet, ca și în mușchii viscerali ai vertebratelor (p.334), celulele musculare alcătuiesc pături circulare sau longitudinale, care acționează modificîndu-și diametrul sau lungimea, dar consistența slabă a structurii limitează mult precizia mișcării. Atunci cînd mușchii coexistă însă cu un schelet rigid, se creează anumite avantaje: unind două părți mobile ale structurii scheletice, mușchiul beneficiază de avantajele mecanice oferite de structura unificată și operează cu precizie și eficiență sporite. Dispoziția mușchilor scheletici diferă într-un mod foarte interesant de la o grupă de organisme la alta. Se vorbește adeseori despre remarcabila eficiență a mușchilor insectelor: pentru talia lor, lăcustele realizează adevărate performanțe de forță. Una din explicații constă în faptul că scheletul extern oferă condiții deosebit de avantajoase pentru inserarea mușchilor: pe toată lungimea scheletului unui apendice se pot fixa terminații ale mușchilor, iar în interiorul apendicelor, într-un spațiu foarte restrîns, fibrele musculare pot fi dispuse penat. Mușchii vertebratelor constau însă în general din fibre paralele unite prin tendoane fixate pe extremitățile

structurilor scheletice, ceea ce face ca forța să poată fi aplicată într-un singur punct.

În cazul sistemelor musculare primitive, cum sînt cele ale celenteratelor, porțiunea contractilă a celulei musculare nu este altceva decît o prelungire a unei celule epiteliale normale. Fibrele musculare mai evoluate prezintă o formă alungită, cilindrică și constau de obicei din fascicule de *fibrile* mai mici, care în cazul mușchilor scheletici ai majorității nevertebratelor și ai tuturor vertebratelor au o structură în benzi, fapt pentru care sînt, de altfel, numiți *mușchi striați*. La artropode și vertebrate, grupele cu cele mai perfecționate sisteme scheletice, acești mușchi striați sînt multinucleați, „fibra musculară" fiind astfel alcătuită din șiruri lungi de celule dintre care membranele separatoare au dispărut, în cursul diferențierii. Mușchii organelor interne (cum ar fi cei din structura intestinului, a vezicii urinare sau a vaselor de sînge) la vertebrate constau din celule uninucleate, lipsite de benzi transversale și poartă numele de mușchi „netezi". Ar fi greșit însă să ne închipuim că la toate animalele există această diferență între mușchii scheletici și cei ai organelor interne; de exemplu, mușchii din structura intestinului crustaceelor și insectelor sînt striați, ca și mușchiul cardiac la vertebrate, dar fibrele din aceste structuri sînt puternic ramificate făcînd numeroase conexiuni între ele, astfel încît structura, în totalitate, se comportă în multe privințe ca o unitate. O parte din aceste trăsături sînt ilustrate în fig. 7-27.

Structura intimă și contractilitatea. Structura internă a fibrei musculare striate la vertebrate a fost exhaustiv investigată la toate nivelele, cu ajutorul unei diversități de mijloace. Rezultatele obținute oferă un exemplu impresionant de unitate între structură și funcție. La fiecare nivel studiile asupra arhitecturii interne a mușchiului au implicații importante în studiul mecanismului contracției și invers, motiv pentru care trebuie tratate împreună. Partea internă a majorității fibrelor musculare striate de la mamifere este alcătuită din *miofibrile* fine, de cca 1 μ diametru (fig. 7-28). Așa cum se constată în microscopia electronică, fibrilele, la rîndul lor, sînt compuse din mici filamente, subțiri sau groase, dispuse după un model foarte ordonat (fig. 7-28). În cazul multor mușchi, fibrilele prezintă striațiuni transversale, dispuse de asemenea ordonat, vizibile și la microscopul optic. Zonele întunecate, numite benzi A, sînt bisectate de o zonă numită regiunea H; zonele luminoase, numite benzi I, sînt subîmpărțite de linii foarte dense, notate Z. Simbolurile A și I desemnează termenii de *anizotrop* și *izotrop*. Regiunea A (anizotropă) constă din elemente longitudinale perfect orientate, iar regiunea I (izotropă) din elemente mai puțin ordonate sau chiar dispuse fără nici o ordine. Termenii se referă, de fapt, la trecerea luminii polarizate prin substanța respectivă: soluțiile anizotrope transmit preferențial lumina dintr-un anumit plan

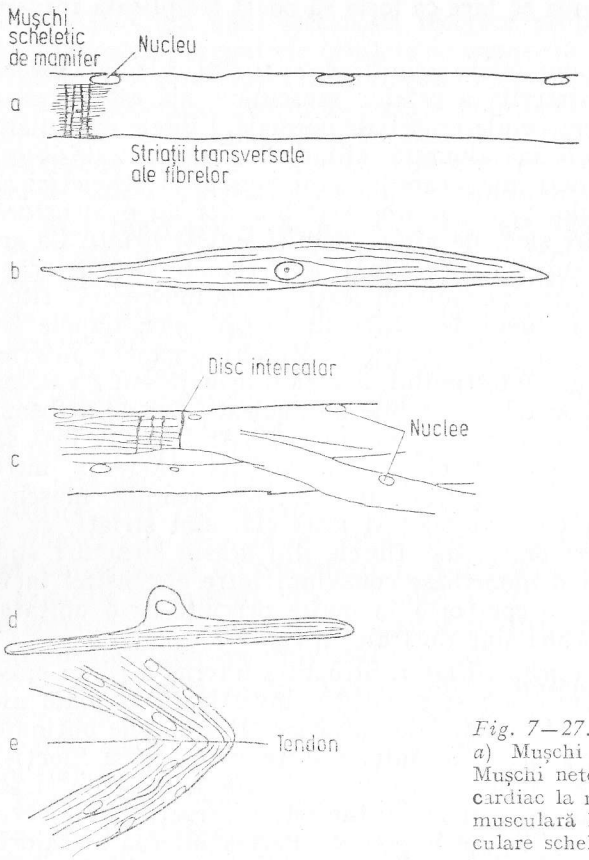


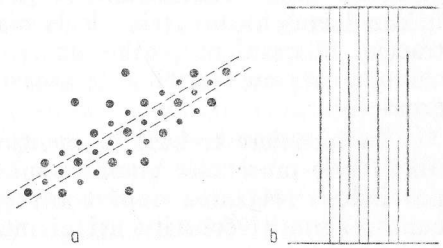
Fig. 7—27. Tipuri de celule musculare. *a*) Mușchi scheletic la mamifere. *b*) Mușchi neted la mamifere. *c*) Mușchiul cardiac la mamifere. *d*) Celulă epitelio-musculară la celenterate. *e*) Fibre musculare scheletice cu dispoziție „penată" la artropode.

de polarizare, iar cele izotrope transmit egal lumina din toate planurile.

Observarea benzilor A și I este de dată mai veche și a determinat o serie de speculații asupra naturii ordinii din interiorul regiunii A a fibrei musculare. S-a dovedit că peste jumătate din greutatea uscată a fibrei musculare este reprezentată de o substanță proteică, numită *miozină*, a cărei moleculă are o formă extrem de alungită (fiind de cca 30 de ori mai lungă decît lată), ceea ce a sugerat presupunerea că ar sta la baza ordinii caracteristice benzilor A. Adeseori ea este asociată cu o altă proteină (*actina*); o realizare remarcabilă a constituit-o extragerea din țesutul muscular a unui complex alcătuit din aceste două proteine (*actomiozina*). Actomiozina precipitată poate lua formă

de filamente, care în anumite condiții, se pot contracta exact ca o fibră musculară. Condițiile ce trebuie create pentru aceasta sînt destul de semnificative. Biochimiștii au ajuns la concluzia că celulele utilizează un fosfat macroergic (adenozintrifosfat, ATP) ca sursă de energie pentru o gamă extraordinar de largă de procese ce necesită energie; unul dintre

Fig. 7—28. Secțiune longitudinală printr-un mușchi striat; se prezintă o singură sarcomeră. În partea de jos a figurii se prezintă schematic filamentele subțiri și cele groase în secțiune transversală (*a*) și longitudinală (*b*) (după H.E. Huxley, J. Biophys, Biochem. Cytol., 3, p. 631, 1957).



cele mai spectaculoase roluri ale acestui compus este acela de a furniza energie pentru contracția musculară. Actomiozina, pe lîngă celelalte roluri pe care le joacă în fibra musculară, s-a dovedit a funcționa ca enzimă ce scindează ATP (ATP-aza), eliberînd energia conținută în acesta. S-a confirmat, într-adevăr, că introducerea într-o soluție de ATP a filamentelor de actomiozină determină scurtarea acestora din urmă.

Este sigur deci că miozina și actina, împreună cu ATP ca sursă de energie chimică, produc scurtarea fibrei musculare. Care este însă mecanismul prin care se realizează acest proces? Primele ipoteze în această privință s-au bazat pe o analogie: fibrele proteice din structura lînii, de exemplu, se pot încreți prin încălzire, ajungînd în stare contractată (fenomen pe care îl observă oricine cînd fierbe țesături de lînă). S-a considerat că un fenomen asemănător ar sta la baza scurtării mușchiului. Să revenim însă la unele rezultate ale microscopiei electronice. Filamentele groase și subțiri ce se observă în cadrul unei fibrile (fig. 7-28) au o legătură strînsă, după cum s-a dovedit, cu modelul striațiilor transversale. Regiunea A este alcătuită din filamente subțiri (formate din actină) și groase (formate din miozină) suprapuse. Filamentele sînt atașate de banda Z, liniile dense din zona I. Regiunea I constă numai din filamente subțiri. Zona luminoasă H din mijlocul regiunii A este ocupată numai de filamente groase. Există suficient spațiu pentru ca cele două tipuri de filamente să alunece „telescopic" și tocmai acest lucru se întîmplă în timpul contracției. Filamentele groase și cele subțiri alunecă unele în lungul celorlalte, cele subțiri ciocnindu-se în zona H unde se întîlnesc; pe microelectronografiile mușchiului contractat, ele apar complet suprapuse.

Modelul striației transversale se modifică în consecință, liniile Z apropiindu-se între ele, iar regiunile A extinzîndu-se în mușchiul contractat. Astfel, conceptul „scurtării prin încreștire", a fost înlocuit cu cel al alunecării telescopice. Energetica procesului de alunecare implică un mecanism de declanșare. Secțiunile electronomicroscopice scot la iveală existența unor punți transversale între filamentele groase și cele subțiri și se presupune că, în timpul scurtării, aceste punți sînt atașate succesiv la centrii activi ai actinei din filamentele subțiri, „trăgînd" astfel filamentele subțiri. Deși această teorie s-a confirmat în cazul mușchiului striat de la mamifere, ea nu explică procesul contracției în cazul mușchilor nevertebratelor și ai vertebratelor inferioare, la care nu se întîlnește această alternanță de filamente subțiri și groase.

În încheiere trebuie să menționăm faptul că, recent, s-au extras din fibrele musculare anumite substanțe asociate cu microzomii, care pot induce relaxarea după contracțiile produse de ATP. Deoarece se cunosc anumiți constituenți ai mușchiului care inhibă acest „factor

de relaxare", pare posibil ca procesul contracției să rezulte, de fapt, din inhibarea relaxării. Deși ipotetică, această schemă atrage cel puțin atenția asupra unui alt nivel al funcționării mușchiului, și anume *declanșatorul* care activează mușchiul în funcție de cerințele organismului.

Inervația mușchiului. „Mușchiul este executantul nervului". Această axiomă veche exprimă faptul că, în condiții normale, toți mușchii scheletici sînt activați numai la cererea fibrelor nervoase cu care sînt conectați și care îi *inervează*. Lanțul de fenomene ce se produc pe parcursul activării nervoase a mușchiului scheletic la mamifere a fost analizat în detaliu pînă la un punct (p.304). Sosirea unui impuls nervos la joncțiunea dintre nerv și fibrele musculare determină eliberarea unui agent chimic de transmisie care depolarizează regiunea plăcii motoare a membranei fibrei musculare, generînd un potențial de acțiune „tot sau nimic)". Acest impuls difuzează în ambele direcții din membrana fibrei musculare, provocînd contracția. Ca răspuns la un singur impuls nervos, contracția unei singure fibre musculare este întotdeauna de tipul „tot sau nimic". Această trăsătură se datorește însă pur și simplu faptului că potențialul de acțiune al nervului este „tot sau nimic". Dacă se realizează o depolarizare parțială a membranei fibrei musculare prin aplicarea locală a unui curent electric slab, se pot produce și contracții parțiale. Astfel, aparatul contractil în sine nu prezintă vreun aspect fundamental de tip „tot sau nimic".

Contracția determinată de un singur impuls nervos este un fenomen de scurtă durată, numit *contracție izolată*, care necesită cca 50 ms pentru ca structura musculară să atingă starea complet contractată și cca 100 ms pentru relaxarea completă, fiind astfel foarte deosebit de acțiunile obișnuite pe care le execută mușchiul. O modalitate de activare mult mai obișnuită în condiții naturale se realizează prin secvențe de impulsuri nervoase motorii. Deoarece producerea potențialului de acțiune al fibrei musculare este urmată de o perioadă refractară scurtă în raport cu durata fenomenelor mecanice despre care am discutat, mușchiul poate fi stimulat pentru a doua oară înainte ca el să se fi relaxat după primul stimul, sau chiar înainte de a se fi contractat complet. Trenul de impulsuri nervoase poate fi aplicat cu asemenea periodicitate, încît între impulsuri să se producă o relaxare parțială (dar nu completă); dacă intervalele se scurtează și mai mult, astfel încît mușchiul să nu se mai poată relaxa, contracțiile individuale fuzionează, producînd o stare constantă de contracție, numită *tetanus*. Răspunsurile de acest tip prezintă nu numai avantajul constanței, dar și pe acela al unei forțe mai mari, deoarece reacțiile însumate produc *o tensiune mai mare decît cea produsă de contracțiile izolate*. Acțiunea fibrei musculare izolate este de tip „tot sau nimic" numai în ceea ce privește contracțiile izolate (fig. 7-29).

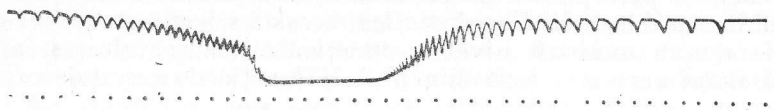


Fig. 7—29. Dezvoltarea tensiunii într-o fibră musculară scheletică izolată. Nervul care inervează fibra musculară este stimulat cu frecvența crescîndă de la 2 pînă la 50 stimuli pe secundă; contracțiile individuale fuzionează treptat într-o contracție tetanică, ce dezvoltă o tensiune de cîteva ori mai mare decît a contracției izolate. Pe scala timpului, diviziunile corespund la 0,2 s (după F. Buchthal, Dan. Biol. Medd., *17*(2), 1, 1942).

Chiar cu ajutorul acestor variații temporale ale succesiunii impulsurilor, mai rămîne problema realizării unor contracții gradate în mod rafinat, de către o masă musculară alcătuită din unități „tot sau nimic". Contradicția nu este decît aparentă; mușchiul își poate grada acțiunile fiind compus din foarte multe astfel de unități. Unitatea elementară a acțiunii mușchiului nu este de fapt fibra musculară, ci fibra nervoasă motorie. Odată pătruns în țesutul muscular, axonul se ramifică de multe ori și inervează mai multe fibre musculare (de la 3—4 pînă la cîteva sute, în funcție de mușchi). Nervul motor și fibrele musculare pe care le inervează alcătuiesc ceea ce se numește o *unitate motoare* (fig. 7—30). Aproape toți mușchii sînt alcătuiți din sute de asemenea unități motoare. Este sarcina „tabloului de bord", care este sistemul nervos central, de a activa numai acei neuroni motori, și deci atîtea unități motoare, care și cîte sînt necesare pentru producerea unei contracții

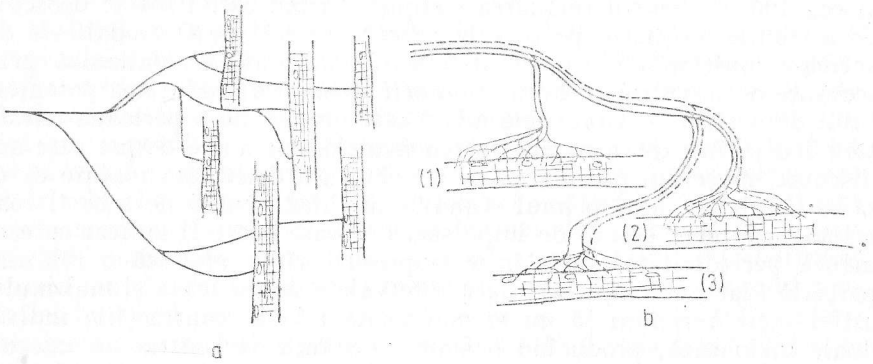


Fig. 7—30. Reprezentare schematică a inervației mușchilor scheletici la mamifere (*a*) și la artropode (*b*). La mamifere, un singur nerv motor inervează mai multe fibre musculare, prezentînd cîte o singură terminație pe fiecare; întregul complex alcătuiește o *unitate motoare*. La artropode, există mai multe tipuri de nervi motori, fiecare inervînd cîteva fibre musculare (1, 2, 3) și prezentînd *terminații multiple* pe fiecare. Nervii motori se ramifică de mai multe ori, iar ramificațiile lor se pot regrupa.

adecvate ca forță. Reglajul temporal este de asemenea important, întrucît nu toate unitățile motoare ale unui mușchi răspund simultan. Contracțiile tetanice sînt produse printr-o asincronie temporală între unitățile motoare implicate, activate de către sistemul nervos central cu frecvențe diferite.

Să fie oare aceasta singura modalitate de producere a unor răspunsuri gradate? Evident, este o cale foarte costisitoare, deoarece, pentru producerea unei mișcări gradate, mușchiul trebuie să fie alcătuit din numeroase unități motoare, ceea ce presupune un număr mare de neuroni centrali, cu sisteme de reglaj complexe, pentru o bună funcționare. Să ne gîndim, de pildă, dacă acest sistem ar putea fi operativ în cazul piciorului unui țînțar (care cuprinde 5 articulații, fiecare capabilă de mișcări gradate în două sau mai multe direcții). În realitate, se folosește un sistem complet diferit, nu numai la insecte și alte artropode, ci la majoritatea nevertebratelor și chiar la unele vertebrate. Esența acestui tip de funcționare constă în faptul că gradarea contracțiilor nu are la bază implicarea progresivă a unităților „tot sau nimic", ci dezvoltarea unei tensiuni gradate în fiecare fibră musculară individuală. Principala deosebire constă în faptul că fibrele nervoase, în loc să aibă o singură terminație la nivelul plăcii motoare, se ramifică de multe ori intrînd în contact cu fibra musculară în numeroase puncte de pe lungimea acesteia (fig. 7—30). Mai mult, în majoritatea cazurilor, activarea nervului nu dă naștere unui potențial de acțiune muscular de tip „tot sau nimic". Cînd nervul este stimulat, sosirea impulsului la nivelul terminațiilor depolarizează mușchiul într-o serie de puncte apropiate. Dacă impulsurile sosesc grupate, un nou impuls produce o depolarizare mai mare decît cel anterior; acest proces, numit *facilitare*, dă naștere unei tensiuni stabile. Unele fibre musculare dezvoltă lent astfel de tensiuni, dar în cazul altora, un singur impuls poate produce o depolarizare atît de importantă, încît răspunsul se aseamănă cu contracția izolată din mușchiul mamiferelor. Aceste două tipuri („lent" și „rapid") pot fi prezente în sistemul muscular al unui organism, sau chiar în cadrul aceluiași mușchi. Tipul lent servește de obicei la menținerea posturii, iar tipul rapid, la mișcări active. La artropode, mai ales la crustacee, *aceeași fibră musculară* poate manifesta ambele tipuri de răspuns; în asemenea cazuri s-a demonstrat că fibra musculară primește terminații de la doi nervi diferiți, care, cînd sînt activați, determină tipuri diferite de răspuns în fibra musculară. O altă posibilitate, întîlnită numai la artropode, este utilizarea unui al treilea tip de nerv, prin care impulsurile parvenite la fibra musculară *inhibă* contracțiile provocate de activitatea altor nervi. Astfel, fibra musculară scheletică la aceste animale este un instrument mult mai rafinat și în multe privințe mai complex decît cea a mamiferelor.

Urmarea acestui rafinament funcțional este faptul că, folosind un număr mic de fibre musculare și foarte puțini nervi, aceste organisme pot realiza mișcări precise. Unele larve de insecte, de exemplu, posedă o musculatură funcțională completă alcătuită dintr-o singură fibră musculară, iar crabul își poate mobiliza cleștii cu ajutorul a numai 12 celule nervoase motoare.

În evoluția vertebratelor s-au deschis însă noi perspective. Dezvoltarea masei sistemului nervos a oferit noi posibilități de control; existența scheletului intern a permis dezvoltarea unor mase musculare mai masive. Totodată, viața terestră a impus cerința unei rapidități de acțiune, iar pentru aceasta, fibrele musculare cu răspunsuri „tot sau nimic" prezintă avantaje incontestabile. Cu toate acestea, înlocuirea fibrelor musculare gradate prin fibre „tot sau nimic" cu contracții izolate s-a produs cu oarecare „precauțiune". Amfibienii, păsările și reptilele posedă încă numeroase fibre musculare de tip „gradat" în amestec cu fibre de tip mai evoluat. La mamifere, deși tranziția la noul tip s-a extins la aproape toți mușchii scheletici, se mai întîlnește încă cel puțin o situație în care sînt implicați mușchii cu inervație multiplă, și anume mușchii extraoculari, responsabili de unele din cele mai desăvîrșit controlate mișcări cunoscute.

Mușchii netezi și nervii vegetativi. La vertebrate, mușchii netezi se întîlnesc în mai multe țesuturi în pereții tubului digestiv și ai vezicii urinare; în iris, în pereții vaselor de sînge etc. Ca și mușchii celor mai multe animale primitive lipsite de schelet, fibrele musculare netede de la vertebrate nu sînt atașate de elemente scheletice solide, ci formează pături musculare circulare sau longitudinale. Tot ca și sistemele musculare primitive, mușchii netezi sînt străbătuți de obicei de rețele nervoase (plexuri).

Deși unii mușchi netezi sînt activați pe cale nervoasă după tipul „unității motoare" întîlnit în cazul mușchilor scheletici, majoritatea lor nu depind strict de controlul nervos. La aproape toate vertebratele, de exemplu, musculatura intestinală manifestă contracții spontane dacă este izolată; din organism; *in vivo* în această activitate spontană este supusă reglajului hormonal și nervos. Inervația musculaturii netede a vertebratelor constituie o parte distinctă a sistemului nervos, numită *sistemul nervos al vieții* vegetative. Anumiți nervi motori vegetativi părăsesc creierul ca părți ale nervilor cranieni, sau provin din partea posterioară (sacrală) a măduvei spinării; aceștia sînt *nervii* parasimpatici. Alți nervi ce alcătuiesc subdiviziunea *simpaticului* părăsesc măduva spinării în porțiunile intermediare, ca părți ale nervilor spinali și pătrund într-un lanț de ganglioni dispuși paralel cu măduva spinării — ganglionii laterovertebrali —, unde așa-numitele fibre nervoase preganglionare ale sistemului simpatic fac sinapsă cu neuronii ganglionilor laterovertebrali (fibrele postganglionare). Axonii aceștia ajung

la inimă, tubul digestiv, vasele de sînge și la alte structuri. Sistemul parasimpatic are de asemenea fibre pre- și postganglionare; ganglionii în care are loc sinapsa între acestea sînt localizați în țesuturile sau organele inervate de fibrele postganglionare, sau în apropierea acestora. Multe organe interne, dar nu toate, primesc o dublă inervație, ce implică atît fibre nervoase simpatice, cît și parasimpatice.

Acțiunea nervilor vegetativi, ca și a celor somatici motori, constă în eliberarea unei substanțe chimice la capătul lor, atunci cînd sînt parcurși de un impuls nervos. În general însă, terminațiile nervilor autonomi în musculatura netedă sînt mai difuze și mai puțin riguros asociate cu fibrele musculare decît în cazul mușchilor scheletici. Mai mult, substanțele eliberate au o durată de acțiune mai mare, fiind descompuse mai lent. Substanțele chimice eliberate de nervii vegetativi pot fi considerate, de aceea, ca intermediare între hormonii tipici și mediatorii chimici eliberați de nervii motori somatici. Un argument pentru înrudirea dintre acestea este oferit de glanda medulosuprarenală, care este inervată de fibre simpatice preganglionare și produce, în urma stimulării de către aceștia, un hormon (adrenalina) ce trece în sînge. De fapt, celulele medulosuprarenale pot fi considerate ca neuroni simpatici postganglionari modificați, aceștia eliberînd în urma stimulării o substanță practic identică celei eliberate de alți astfel de neuroni, situați la alte nivele. Faptul s-ar putea datora originii lor embrionare comune din elemente ale crestei neurale.

Identitatea mediatorului parasimpatic și, de fapt, întreaga bază chimică a transmisiunii în cazul sistemului autonom a fost descoperită de către Otto Loewi, printr-o celebră experiență efectuată în 1921. Autorul a stimulat la o broască componenta nervului vag ce inervează inima. Activitatea acestor fibre parasimpatice determină o încetinire a bătăilor inimii. Fluidul ce perfuza inima a fost transferat într-o altă inimă care a fost, prin aceasta, inhibată și ea, ceea ce dovedea că efectul se datorează unei substanțe chimice. Ulterior, aceasta a fost identificată cu acetilcolina, substanță ce s-a dovedit a fi eliberată de terminațiile tuturor fibrelor parasimpatice postganglionare. Ea are, bineînțeles, o răspîndire mai largă, funcționînd ca mediator între nervul motor somatic și mușchiul scheletic și la nivelul fibrelor pre- și postganglionare.

Inima primește totodată și inervație simpatică, iar adrenalina produsă prin activitatea nervilor simpatici determină accelerarea bătăilor inimii. Această combinație de efecte stimulatoare și inhibitoare este regula generală pentru inervația vegetativă dual, dar în unele cazuri (cum ar fi musculatura netedă intestinală), efectul parasimpaticului este excitația, iar al simpaticului inhibiția, așa că sensul răspunsului depinde de organul efector, și nu de natura substanței chimice eliberate.

În rezumat, sistemul nervos vegetativ oferă o serie de posibilități de control asupra activității mușchilor netezi și a miocardului; controlul exercitat este destul de rapid și de direct, deși este lipsit de precizia și viteza de acțiune întîlnite în cazul joncțiunilor dintre fibrele nervoase și mușchii scheletici. Examinînd întreaga evoluție a mecanismelor de coordonare și control ale activității efectorilor, pare util să privim sistemul autonom (și poate și unele rețele nervoase primitive) ca pe un intermediar între controlul nervos și cel hormonal. Musculatura netedă, fiind de obicei capabilă de activitatea spontană în lipsa semnalelor nervoase, nu se află sub controlul sistemului nervos în aceeași măsură ca musculatura scheletică. Cu toate acestea, cu toată relativa independență cu care funcționează acești mușchi, dezvoltarea unor conexiuni nervoase difuze permite un control eficient al activității lor, mai ales în cazurile în care inervația dublă permite atît efecte stimulatoare, cît și inhibitoare. Faptul că modulatorii chimici sînt eliberați de terminațiile nervoase conferă o rapiditate mai mare și o selectivitate mai accentuată a activității de control decît în cazul transportului hormonilor pe cale sanguină.

Reflexele

Înarmați cu cunoștințele necesare despre receptori și efectori, putem face legătura între ele, trecînd la anumite aspecte ale activității integratoare. Complexitatea dispoziției neuronilor și a sinapselor implicate chiar și în cel mai simplu reflex este cu mult mai mare decît ne-am aștepta avînd în vedere natura directă a conducerii nervoase și a transmisiunii la nivelul sinapselor-releu, cum ar fi placa motoare. Ca exemplu, vom descrie ceea ce în multe privințe constituie cel mai simplu comportament al unui mamifer: vom scoate astfel la iveală atît rafinamentul reflexelor nervoase, cît și dificultățile ridicate de analiza fiziologică a comportamentului.

Să pornim de la o observație simplă: dacă întindem brusc mușchiul extensor al unui membru (de exemplu, mușchiul principal al coapsei — — cvadriceps - femoris — responsabil de extensia gambei, care este foarte potrivit unei asemenea experimentări), se produce o scurtare bruscă a mușchiului, care se opune întinderii aplicate. Medicii verifică frecvent acest reflex prin lovirea tendonului acestui mușchi puțin mai jos de genunchi, ceea ce asigură stimulul eficient pentru întindere; rezultatul este binecunoscutul reflex rotulian. S-a stabilit de mult că această reacție, ca și diferite alte reflexe „spinale", nu depinde de alte elemente nervoase centrale decît cele cuprinse în segmentul măduvei spinării implicat în inervația membrului; animalele la care s-a secționat măduva spinării deasupra sau dedesubtul segmentului respectiv manifestă foarte bine acest reflex.

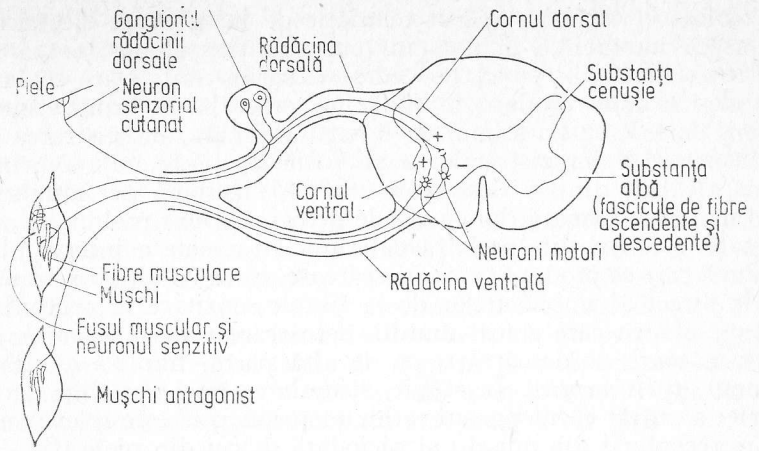


Fig. 7—31. Reprezentare schematică a unui segment din măduva spinării la mamifere și a unei perechi de mușchi antagoniști ai unui membru inervat de acest segment. Sinapsele sînt reprezentate simbolic; acțiunile sinaptice excitante sînt notate cu + iar cele inhibitoare, prin —.

Pentru a înțelege mecanismul acestui comportament trebuie să cercetăm substratul său anatomic (fig. 7-31). O secțiune transversală prin măduva spinării a unui mamifer, la nivelul unui nerv spinal lombar, arată că nervul se divide la mică distanță de măduvă; fibrele senzitive pătrund în măduvă ca parte a rădăcinii dorsale, străbat substanța albă din partea exterioară a măduvei (alcătuită din *fibre* nervoase) și intră în coarnele dorsale de substanță cenușie, alcătuite din corpi celulari și sinapse. Aceste fibre senzitive ce pătrund în măduvă aparțin unor corpi celulari localizați în afara măduvei, în ganglionul rădăcinii dorsale; ele pot urma diferite căi: pot intra în constituția unor fascicule ascendente, ajungînd prin intermediul unor stații la creier sau la segmente ale trunchiului cerebral; pot face sinapse cu neuronii localizați în coarnele posterioare ale măduvei spinării de pe aceeași parte sau de pe partea opusă. În coarnele ventrale se găsesc corpii celulari ai celulelor motoare, ai căror axoni părăsesc măduva prin rădăcina ventrală. Astfel, fiecare nerv spinal, dincolo de joncțiunea rădăcinii ventrale cu cea dorsală este un nerv mixt, ce conține atît fibre senzitive cît și motoare.

Fiziologii au dobîndit numeroase cunoștințe privind structura reflexelor spinale prin stimularea nervilor periferici și măsurarea tensiunii produse în diferiți mușchi. Sînt bine cunoscute în acest sens cercetările lui Sir Charles Sherrington, a cărui lucrare, intitulată *Acțiunea integratoare a sistemului nervos*, rămîne o operă clasică a știin-

țelor biologice. Cînd au apărut tehnicile de înregistrare electrică, s-a observat că împărțirea în rădăcini pur senzitive și pur motoare este deosebit de utilă din punct de vedere experimental. Dacă se înregistrează descărcările produse în rădăcina ventrală în urma stimulării rădăcinii dorsale cu un stimul de intensitate mare, înregistrarea apare ca o însumare a înregistrărilor *a* și *b* din fig. 7-32, reprezentînd un răspuns alcătuit dintr-o descărcare rapidă, sincronă, de impulsuri în fibrele motoare, urmată de o serie de descărcări mai prelungite și mai dispersate. S-a stabilit, pe baza determinării exacte a intervalului de timp după care se produce prima descărcare, că ea rezultă din transferul sinaptic direct al impulsurilor de la fibrele senzitive la neuronii motori, fapt pentru care a fost numită descărcare reflexă *monosinaptică*. Seria următoare de descărcări, pe de altă parte, implică evident căi mai lungi, *polisinaptice*. În sfîrșit, stimularea unei varietăți de nervi periferici a arătat că răspunsul reflex monosinaptic este relevat numai de către receptorii din mușchi și niciodată de cei din piele (fig. 7-32). Se considera că tipul de reflex „incandescent" obținut prin stimularea dureroasă a unui membru este cel mai rapid reflex spinal. În realitate, acesta este un reflex relativ lent.

Stimulînd un mușchi și înregistrînd răspunsurile nervului motor din segmentul corespunzător, după intervalul de timp necesar pentru conducerea impulsului atît prin nervul senzitiv cît și prin cel motor, se poate demonstra că, într-adevăr, reflexele de tipul celui rotulian au la bază conexiuni centrale monosinaptice, intervalul de timp permițînd parcurgerea unei singure sinapse. Organele de simț implicate sînt fusurile musculare; întinderea mușchiului comprimă terminațiile nervoase spiralate primare și produce impulsuri într-o serie de fibre senzitive mari, impulsuri care se scurg cu viteză mare spre sistemul

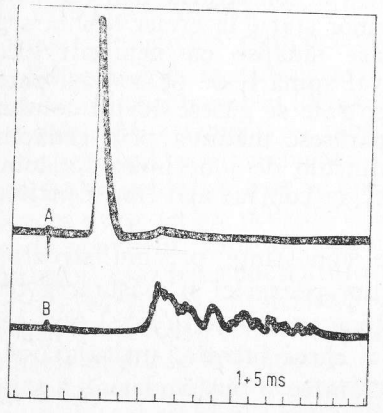


Fig. 7—32. Răspunsurile înregistrate la nivelul rădăcinii ventrale după stimularea unui mușchi (*a*) și a unui nerv cutanat (*b*) (după D.P.C. Lloyd, *J. Neurophysiol.*, *6*, p. 111, 1943).

nervos central. În coarnele ventrale din același segment al măduvei spinării, impulsurile exercită un puternic efect excitant asupra neuronilor motori ce inervează mușchiul respectiv, care determină un bombardament motor sincron ce se traduce prin contracție. Este important de notat că reflexul „se întoarce" la mușchiul de origine; el se manifestă mai slab la mușchii sinergici, care au aceeași acțiune, dar *niciodată* nu sînt excitați mușchii antagoniști.

În cazul reflexului rotulian, arcul monosinaptic funcționează pe baza impulsurilor parvenite la numeroși neuroni motori, de la fibrele senzitive ale fusurilor musculare. Disponibilitatea fiecărui nerv motor depinde însă și de activitatea unor terminații nervoase de altă origine. Dacă acestea creează un fond de depolarizare adecvat, pragul este mai jos. Astfel, potențialitățile de răspuns sînt repartizate la *totalitatea* neuronilor motori ce deservesc un anumit mușchi din care unii răspund la activare cu probabilitate mai mare decît alții.

Cu aceasta ajungem la un alt aspect important. Deoarece joncțiunea dintre neuronul motor și fibra musculară este un simplu releu, care în mod normal „nu se defectează", activitatea mușchiului este determinată de modul în care seriile de impulsuri motoare părăsesc măduva spinării. Pentru acest motiv, împiedicarea contracției musculare trebuie realizată la nivel central. Să ne gîndim la caracterul ineficient, sau chiar dăunător, al contracției reflexe a unui mușchi, care s-ar produce concomitent cu contracția mușchiului antagonist, declanșată de un alt stimul. Problema este rezolvată cu ajutorul unor căi reflexe centrale accesorii care *inhibă* simultan cu realizarea contracției și mușchiul excitat, răspunsurile neuronilor motori ce alimentează mușchii antagoniști. Astfel, fibrele senzitive din fusurile musculare, pe lîngă contactul cu neuronii motori ce mobilizează mușchiul de origine, fac și conexiuni cu neuronii motori corespunzători mușchilor antagoniști, în exemplul nostru flexorul femural. Această conexiune *nu este* monosinaptică, ci între fibra senzitivă și neuronul motor antagonist se interpune încă un neuron central (interneuron). Activitatea fibrelor senzitive, declanșată în urma excitării, se transmite acestor interneuroni inhibitori; efectul acestora asupra neuronului motor antagonist, evidențiat cu ajutorul unui microelectrod plasat în interiorul celulei, este exact opusul efectului excitant descris mai sus. În locul unei depolarizări, se produce o hiperpolarizare gradată, de scurtă durată, echivalentă cu o *creștere* a potențialului de membrană (p. 307), care blochează efectul excitațiilor provenite din orice altă sursă, făcînd dificilă depolarizarea și ridicînd valoarea pragului. Astfel, exact aceleași descărcări senzitive care produc contracția reflexă *în mușchiul de origine* împiedică activitatea simultană a mușchilor antagoniști.

Cînd am descris funcționarea fusului muscular (p. 310) am amintit faptul că prin contracția mușchiului, terminațiile fusului scapă de sub compresiune, iar activitatea fibrelor senzitive încetează, ceea ce, evident, duce la epuizarea stimulilor pentru reflexul monosinaptic și la încetarea activității mușchiului. În acest moment, mușchiul se află însă într-o stare destul de precară, deoarece fusurile, odată decompresate, și devenite „silențioase", sînt relativ insensibile la anumite modificări de lungime. În acest sens operează unele mecanisme de ajustare secundare, cu totul remarcabile. În interiorul capsulei fusului se află anumite mici fibre musculare interne, inervate de o categorie specială de nervi motori — fibrele neuronilor gama. Cînd acestea sînt stimulate și fibrele musculare se contractă, spre deosebire de fibrele musculare înconjurătoare, ele comprimă terminațiile nervoase senzitive asociate, conferind fusului o sensibilitate sporită. Contracția acestor fibre interne este indusă de aceleași conexiuni reflexe care stimulează neuronii motori principali. Recepționarea stimulilor are loc însă ceva mai tîrziu decît în fibrele principale deoarece nervii respectivi sînt mai mici și au viteză de conducere redusă. Efectul „restaurator" face ca și în timpul contracției fibrelor înconjurătoare, sensibilitatea fusului muscular să rămînă în apropierea valorii de prag. În felul acesta, fusul muscular apare ca un „sistem de alarmă" eficient față de activitatea reflexă a propriului mușchi.

Acești neuroni motori constituie și sediul altor reflexe înrudite. Un exemplu este așa-numita reacție de alungire (denumită și „reflexul briceagului"). Dacă provocăm reflexul de flexie din exemplul anterior, dar opunem rezistență mușchiului, contracția încetează dintr-odată, mușchiul se alungește brusc, iar membrul revine la poziția inițială, exact ca lama unui briceag care cade brusc în plăsele, dacă briceagul este deschis numai pe jumătate. Reflexul se datorește activării unei alte categorii de receptori, localizați în tendon (fluxurile neurotendinoase Golgi) și stimulați din această cauză atît de stimulul inițial cît și de contracția însăși. Acești receptori tendinoși prezintă valori de prag relativ ridicate. Ei fac conexiune în măduva spinării (întotdeauna prin intermediul unor interneuroni) exact pe căi opuse conexiunii fusurilor musculare; cu alte cuvinte, ei inhibă neuronii motori aferenți mușchiului de origine, dar excită mușchii antagoniști. Rolul principal al acestui reflex este cel de mecanism de siguranță: o tensiune prea mare poate duce la uzarea mușchiului, iar reflexul împiedică tocmai deteriorarea mușchiului și a tendonului.

Aceste exemple, deși complexe, au fost deliberat restrînse la sfera celor mai simple reflexe spinale, pentru care se cunoaște bine baza anatomică și fiziologică. Neuronii motori din măduva spinării, responsabili de aceste reflexe, sînt sediul unei diversități uriașe de conexiuni despre care nu am discutat nimic, deși ele afectează profund participarea lor la aceste acțiuni. De exemplu, există conexiuni senzitive cu originea în membrul opus, importante în reflexele motorii ale mersului. De asemenea, fibre descendente importante, implicate în mișcările voluntare coboară de la cortexul cerebral; un alt sistem descendent are originea în cerebel, care joacă un rol important în ajustările motorii de finețe, integrînd informațiile furnizate de receptorii echilibrului din urechea internă și de cei musculari.

Putem analiza acum aceste activități integrative la nivel celular; la acest nivel, organizarea *spațială* are o semnificație specială. Corpul celular, ca și dendritele fiecărui neuron motor, primește sute de terminații (fig. 7—16). El se conformează rezultantei „ordinelor" primite (excitante sau inhibitoare) și în consecință declanșează sau nu un impuls. Pentru a genera un impuls, potențialele sinaptice individuale trebuie să depolarizeze membrana axonului neuronului motor cu cca 15—20 mV. Deoarece aceste potențiale sinaptice pierd din amplitudine cu distanța, localizarea fiecărei terminații conferă acesteia o anumită pondere în privința capacității de a excita sau inhiba; terminațiile îndepărtate de zona critică de inițiere a impulsului (cum ar fi terminațiile de pe suprafața dendritelor) au o pondere mai mică decît cele de pe suprafața corpului celular.

Mai intervin, bineînțeles, și factori temporali. Pentru a putea fi însumate, impulsurile trebuie să parvină aproximativ în același timp pe diferite căi, și de aceea sincronia activităților este de mare importanță. Am menționat deja alți factori temporali, cum este, de exemplu cazul în care un al doilea răspuns la nivelul unei sinapse este mai intens decît primul (facilitare)[60].

---

[60] Fenomenul de sumație explică mecanismul prin care un stimul subliminar ce nu declanșează un impuls poate deveni eficace dacă este aplicat în anumite condiții (în care se produc fenomenele de sumație spațială sau temporală).

Sumația spațială este realizată pe principiul „convergenței neuronale". Sumația temporală se realizează atunci cînd aplicarea a 2—3 sau mai mulți stimuli nu se face concomitent, ci la un interval foarte rapid, care nu depășește 0,5—1 ms.

Fenomenul de sumație în general se explică prin faptul că stimulul aferent, cînd este insuficient pentru a excita neuronul, determină la nivelul acesteia o stare de *excitație centrală*, care persistă un timp foarte scurt și care se poate suma cu stările analoage create concomitent sau succesiv, de alți stimuli, putînd atinge la un moment dat pragul de descărcare și astfel să devină eficient.

După o stimulare repetitivă (tetanizare) aplicată pe terminațiile presinaptice ale neuronilor, pentru o scurtă perioadă de timp (mai scurtă decît timpul necesar apariției oboselii), neuronii devin mai excitabili decît normal. În timpul acestei perioade, cunoscută sub denumirea de *facilitare*, transmiterea unor impulsuri prin sinapsă ușurează trecerea ulterioară a unor noi impulsuri, deoarece s-a produs concomitent o creștere a numărului de zone active în segmentul presinaptic ca urmare a evacuării mai rapide și mai intense a veziculelor de mediatori sau a creșterii eficienței acestora. Asemenea fenomene de facilitare survin și la nivelul ganglionilor vegetativi și al joncțiunilor mio-neurale. Datorită faptului că facilitarea poate dura minute sau chiar ore, ea ar

Modificările eficienței sinapsei în timp prezintă de asemenea o importanță considerabilă. Sîntem cu toții interesați în procesul învățării; se știe că cel mai important aspect al învățării constă într-o modificare stabilă (de durată) a eficienței sinaptice. Procesul facilitării, din păcate, nu durează decît, cel mult, cîteva secunde; în măduva spinării însă stimulările repetate pot da naștere unor transmisiuni preferențiale care să se mențină una sau mai multe ore. În cazul multor sisteme nervoase, procesul poate avea însă rezultatul opus, utilizarea repetată a unei căi nervoase ducînd la scăderea eficienței sale. De exemplu, gîndacul de bucătărie este înzestrat cu anumiți receptori localizați la partea posterioară a abdomenului, care răspund la stimuli mecanici și care fac sinapsă cu anumite fibre nervoase ascendente „gigante" ce trimit impulsuri nervoase în mușchii picioarelor. Dacă se excită partea posterioară a abdomenului, gîndacul se salvează imediat prin fugă; stimulările repetate devin însă din ce în ce mai ineficiente, animalul ajungînd în cele din urmă indiferent la excitantul mecanic. Psihologii numesc această scădere a reactivității față de un stimul repetat *obișnuință*. În cazul gîndacului de bucătărie, scăderea eficienței sinaptice are loc la nivelul joncțiunii dintre interneuronii giganți și fibrele nervoase motorii, dar la alte artropode, procesul are loc la nivelul sinapsei dintre fibrele senzitive și interneuroni.

Nivelele de organizare ale sistemului nervos

Pentru a descifra un sistem complex de organizare, este adesea util să urmărim diferitele nivele de complexitate pe care le-a îmbrăcat sistemul respectiv în timpul evoluției, pornind, dacă este posibil, de la variantele cele mai simple, ca modele pentru cele mai complicate. Să considerăm, de exemplu, un crustaceu și un rozător de aceeași greutate. Sîntem tentați să privim rozătorul ca pe o ființă mai evoluată, pe de o parte deoarece ne este mai asemănător decît crustaceul și, pe de altă parte, datorită performanțelor sale comportamentale remarcabile. Evident, la mamifere s-a dezvoltat un sistem nervos central cu adaptabilitate înaltă; în domeniul comportamentului dobîndit prin învățare și totodată modificabil, șoarecele beneficiază de avantaje semnificative față de crustaceu. Comparînd însă un crustaceu cu un rozător, din punctul de vedere al comportamentului de rutină, descoperim nivele de complexitate surprinzător de asemănătoare.

Un crab, de pildă, se deplasează cu viteză mare mobilizîndu-și cu mare precizie picioarele formate din cîte 5 porțiuni (ca și alte apendice), capturează prăzi mobile, își recunoaște și evită inamicii, îndeplinește un anumit ritual în vederea împerecherii, iar uneori manifestă chiar teritorialitate sau alte comportamente sociale. Crabul realizează toate acestea folosind numai 10^5—10^6 neuroni, pe cînd un șoarece necesită cca 10^{11} (adică de 100 000 de ori mai mulți). Acest număr imens de neuroni a devenit necesar deoarece evoluția sistemului nervos la vertebrate s-a desfășurat pe cu totul alte căi decît a sistemului nervos de la artropode. Însuși tipul de organizare este complet diferit și tocmai natura acestei deosebiri face obiectul studiilor privind evoluția sistemului nervos.

Să nu înțelegem greșit aceste noțiuni: nu putem urmări evoluția regnului animal trecînd de la forme simple la forme mai complexe, definind pur și simplu tipurile de organizare întîlnite, ca „stadiul I", „stadiul II" etc., presupuse ca alcătuind o serie evolutivă continuă. Tot ce putem face este să descriem anumite exemple bine cunoscute, folosindu-ne de ele pentru a reprezenta o anumită cale de dezvoltare. Adeseori este vorba de tipuri cu specializare maximă și acestea sînt considerate ca puncte terminus ale unei anumite direcții evolutive urmate de un anumit grup. Astfel de studii comparative sînt totuși utile, scoțînd la iveală tendințele existente în filogenia controlului nervos și demonstrînd faptul că anumite performanțe adaptative eficiente pot fi atinse cu ajutorul unor structuri foarte diferit organizate.

În acest context putem trece în revistă o serie de generalizări importante ce stau la baza studiilor comparate ale sistemului nervos. În primul rînd, se poate considera că impulsurile nervoase au aceleași proprietăți fundamentale la aproape toate tipurile de celule nervoase (p. 283) și sînt de tipul „tot sau nimic", dependent de anumite modificări de permeabilitate tranzitorii pentru sodiu și potasiu, o perioadă refractară ce urmează unui impuls, limitînd frecvența stimulării, și o viteză de propagare finită. Mai mult, fenomenele ce au loc la nivelul sinapselor dintre neuroni (p. 299) sînt foarte asemănătoare la toate sistemele nervoase. Cu puține excepții, transmisiunea are loc prin eliberarea unui mediator chimic la nivelul terminației presinaptice, urmată de o difuziune rapidă prin spațiul sinapsei și de producerea unei depolarizări gradate care, dacă depășește o anumită valoare, generează un impuls în celula nervoasă postsinaptică. Sinapsele mai pot fi și de un alt tip, în cazul cînd mediatorul chimic este *inhibitor*, împiedicînd depolarizările membranei. Deși identitatea specifică a moleculelor utilizate ca mediatori diferă, aceste două tipuri de joncțiuni sinaptice — excitatoare și inhibitoare — există în sistemele nervoase la aproape toate animalele studiate și funcționează într-un mod esențialmente similar.

putea fi considerată ca o formă elementară a învățării, neuronii putînd să stocheze informații prin acest mecanism, care ar sta la baza memoriei de scurtă durată (*n. ed. rom.*).

Tot la nivelul unor grupe de neuroni și nu la nivelul întregului sistem nervos se mai ridică și problema căilor pe care un neuron poate să *integreze* informațiile provenite de la mai multe surse presinaptice. Prin integrare înțelegem o *modificare* a informației sau o *exprimare diferită* a ei și acest aspect reprezintă esența funcțională a sistemului nervos. În condiții normale, o fibră musculară la un vertebrat nu este capabilă de integrare; un impuls ajuns la placa motoare pe calea fibrei nervoase motoare face releu la acest nivel cu fibra musculară. Informația intrată este identică cu cea ieșită. După cum am văzut însă, în cazul reflexelor (p.340) lucrurile nu se petrec aproape niciodată așa; numeroase fibre senzitive fac conexiune cu un singur neuron motor, care intră în acțiune numai prin activitatea simultană a mai multor fibre senzitive. Astfel, una din modalitățile de integrare constă în *sumarea spațială*, care implică existența unei valori de prag corespunzătoare excitării unui anumit număr de terminații senzitive. În cazul multor celule nervoase, terminațiile senzitive se află la distanțe mai mici sau mai mari de punctul în care sînt inițiate impulsurile. Deoarece fiecare fenomen electric ce se produce la o sinapsă este *gradat* și scade în intensitate pe măsură ce se propagă, joncțiunile mai apropiate vor avea un efect mai puternic decît cele îndepărtate. Într-un sistem de joncțiuni ce implică terminații excitatoare și inhibitoare, efectul produs va fi egal cu rezultanta efectelor pozitive sau negative. Pe lîngă acești factori spațiali, integrarea mai depinde în mod critic și de anumite fenomene temporale, cum ar fi, de pildă, intervalele de timp la care sosesc informații, în funcție de care se produce sau nu o însumare sau o facilitare (p.333).

Aceste diferite modalități de realizare a integrării nervoase sînt cunoscute practic la toate sistemele nervoase studiate. Putem presupune deci că toate sistemele nervoase sînt alcătuite din unități similare, conectate între ele pe baza anumitor legi și că există un număr limitat de modalități, la nivelul unității, de modificare și recodificare a fluxului de impulsuri ce le străbat. Nu înseamnă că *toate* aceste modalități sînt cunoscute, ci numai că numărul lor este limitat. Cu aceste precizări, dar ținînd mereu cont de faptul că grupele mari de neuroni prezintă tipuri extrem de diferite de organizare, putem trece la unele comparații între sistemele nervoase.

Care sînt posibilitățile de abordare a acestor aspecte comparative? În principiu, există numai cîteva metode. Mai întîi, organizarea neuronilor și a grupelor de neuroni poate fi cercetată prin metode anatomice, aplicate fie structurii macroscopice, fie căilor nervoase individuale. Deoarece fibrele nervoase degenerează dacă sînt separate de corpii lor celulari, urmărirea căilor nervoase individuale se poate face ușor prin secționarea unui fascicul nervos într-o anumită zonă și detectarea fibrelor degenerate în altă regiune. Această metodă a dat bune rezul-

tate, de exemplu, în determinarea existenței conexiunilor dintre diferitele structuri ale creierului mamiferelor, astfel încît în prezent există scheme de circuite complete pentru anumite zone principale. O altă metodă are la bază posibilitatea înregistrărilor electrice cu ajutorul electrozilor, care evidențiază activitatea grupelor de celule nervoase. Plasarea electrozilor, combinată cu stimularea unor structuri aflate la distanță permite urmărirea conexiunilor și stabilirea proprietăților unor joncțiuni aflate pe traseu. Un rezultat deosebit de important al acestui tip de investigații l-a constituit demonstrarea faptului că diferitele arii ale creierului vertebratelor, implicate în recepționarea unor anumite informații senzoriale, sînt organizate topografic, neuronii centrali fiind astfel grupați încît reproduc „cartografic" dispoziția zonelor receptoare. Astfel, în regiunea somatică senzitivă a cortexului cerebral uman, imediat înapoia girusului central (fig. 7—33), există „puncte active" ce corespund unor zone specifice ale pielii, astfel încît cu ajutorul acestor puncte se poate construi o hartă a zonelor corpului. Această hartă reprezintă zonele corpului în legătură unele cu altele și nu dispersate, oferind o imagine a organismului. Tot astfel, în aria corticală situată spre partea posterioară a creierului, care formează zona de recepție primară a stimulilor vizuali, cîmpul vizual se înscrie sub forma unei hărți.

Experiențe similare pot fi efectuate prin *stimularea* unor regiuni ale sistemului nervos central și observarea efectelor produse. În regiunea motoare a scoarței cerebrale la om, localizată exact în partea opusă girusului central din zona senzitivă somatică o stimulare locală produce contracția locală a unor mușchi. Și în acest caz punctele sînt dispuse corespunzător regiunilor corpului, iar silueta care se desenează este o copie aproape perfectă a celei din cortexul senzorial. De curînd s-au făcut încercări asemănătoare în cazul creierului insectelor, dar rezultatele obținute sînt complet diferite. În loc să producă contracții musculare localizate, o stimulare locală generează reacții comportamentale complexe, adesea într-o anumită succesiune, ce implică numeroase grupe musculare diferite aflate în părți diferite ale corpului. Pînă în prezent nu există nici o indicație asupra unei organizări topografice a creierului la nevertebrate, regiunile individuale părînd mai degrabă responsabile de provocarea unor secvențe complexe de răspunsuri. Același rezultat se obține, de altfel, și în cazul stimulării unor regiuni subcorticale la mamifere.

În sfîrșit, o ultimă metodă de investigare este cea mai promițătoare, dar, în același timp, cea mai pretențioasă. Ea constă în înregistrarea activității cîte unui singur neuron, în sistemul nervos intact, cu ajutorul unor microelectrozi. Metoda are cea mai mare putere de rezoluție, relevînd activitatea unităților de bază. Pentru a interpreta informațiile referitoare la populații întregi de celule nervoase, sînt

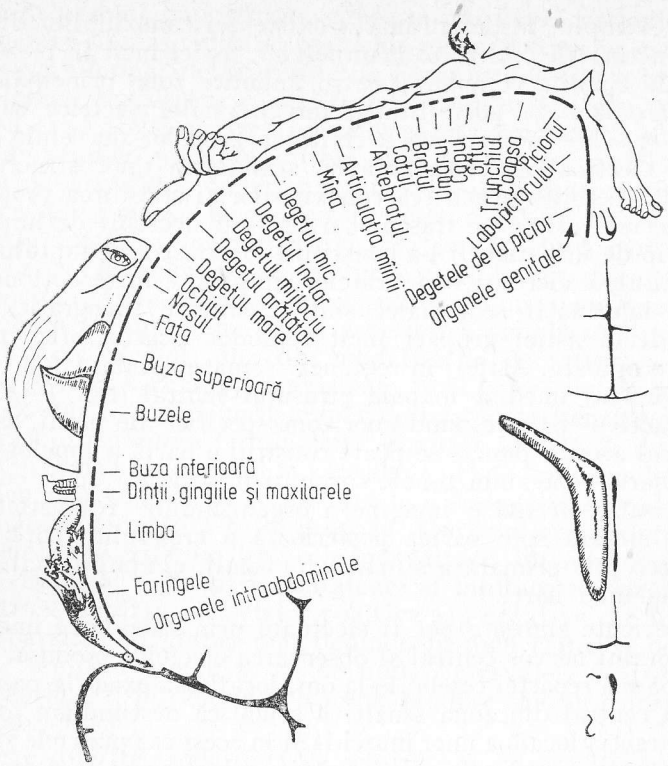


Fig. 7—33. Reprezentare sub formă de homunculus a regiunilor cortexului senzorial ce răspund la stimulări locale ale pielii (după W. Penfield și A. Rasmussen, *The Cerebral Cortex of Man*, Macmillan, 1950).

necesare însă date referitoare la numeroși neuroni dintr-o categorie dată și totodată trebuie să existe garanția unei extrageri corecte de probe din grupul investigat. În sfîrșit, sînt necesare protocoale experimentale ingenioase și analize pătrunzătoare care să permită anumite concluzii asupra modului în care grupele individuale se îmbină în cadrul sistemului întreg. Acesta este unul dintre cele mai sugestive exemple privind dificultățile pe care le ridică studiul organismelor la nivelul celulei.

Însuși studiul descărcărilor electrice prezintă un grad ridicat de complexitate, deoarece interpretarea activității neuronilor centrali nu se poate limita la detectarea impulsului. În orice sistem nervos complex, un număr considerabil de celule sînt active aproape tot timpul, chiar

dacă experimentatorul încearcă să mențină animalul în stare „nestimulată". Problema este deci de a distinge din acest complex instabil cu activități permanente fenomenele cu semnificație funcțională specială, care, la rîndul lor, pot fi numeroase și cu importanță diferită în diferite contexte. Mai precis, trebuie să cunoaștem ceva despre natura neuronilor și despre conexiunile prin care activitatea este inițiată în celula supusă înregistrării. Perspectivele acestor metode sînt promițătoare, dar utilizarea lor se lovește de o serie de dificultăți.

După aceste precizări și după prezentarea metodelor utilizate, putem trece la examinarea relațiilor structurale și funcționale din cadrul unor sisteme nervoase de complexitate crescîndă, pentru a vedea dacă se pot trage într-adevăr anumite concluzii comparative în sensul existenței unor tendințe evolutive.

Rețelele nervoase la celenterate. Hidra, dediței de mare (actinii) și alte celenterate prezintă sisteme nervoase difuze și cu organizare simplă, descrise de obicei ca „rețele" nervoase, deoarece fibrele nervoase se intersectează sub forma unei rețele ce se întrepătrunde cu fibre musculare și alte celule ale corpului în care rețeaua e localizată (fig. 7—34). Așadar, sistemul nervos nu este delimitat strict de celelalte țesuturi, totuși el poate prezenta o complexitate considerabilă. O experiență simplă constă în a stimula electric o actinie sau o meduză, de exemplu, într-un anumit punct, urmărind apoi conducerea impulsului pe calea nervului, prin observarea undei progresive de contracții care se declanșează în punctul stimulării. De la bun început se constată necesitatea *facilitării*. Adeseori, un singur șoc nu este suficient pentru a produce contracții, ci sînt necesare două-trei sau mai multe; aceste șocuri vor determina o răspîndire pe o arie mai mare a răspunsului. În al doilea rînd, direcția de propagare arată uneori o polaritate, indicînd prezența unor sinapse de tip obișnuit. Studiile recente au identificat în cadrul celenteratelor anumite tendințe spre creșterea gradului de complexitate. La unii reprezentanți mai evoluați ai grupului se întîlnesc două rețele care fac contact între ele în cîteva puncte și, în unele cazuri, stimularea unei rețele inhibă activitatea spontană a celeilalte. Deci, chiar în cazul acestor sisteme simple, joncțiunile pot fi inhibitoare sau excitatoare. Mai mult, la unele meduze se întîlnesc mănunchiuri de fibre nervoase mari, care conectează diferite regiuni ale rețelei, permițînd conducerea mai rapidă a impulsului nervos decît conducerea prin rețeaua propriu-zisă.

În general însă, sistemul nervos al celenteratelor este implicat în acțiuni locale, cu toate că mecanismele de control cu care operează pot fi destul de complexe. El prezintă, în această privință, o serie de forme intermediare de la cele mai simple cazuri, în care o singură celulă servește și ca receptor și ca efector (ca de exemplu, celulele pori-

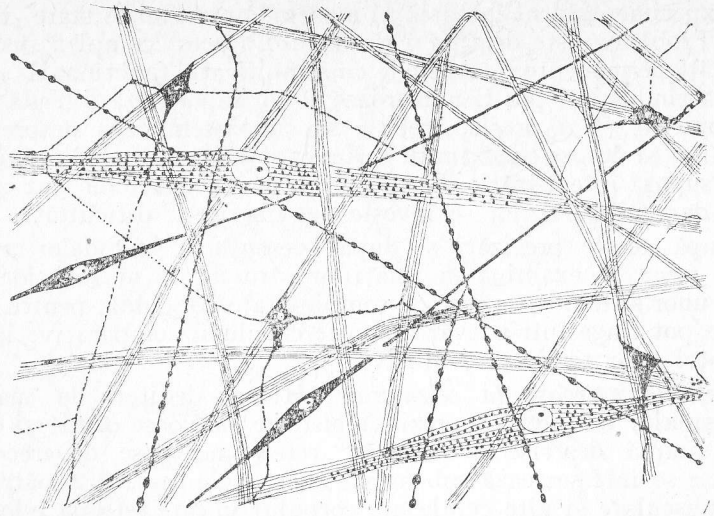


Fig. 7—34. Porțiune din rețeaua nervoasă a unui celenterat. Neuronii multi- și bipolari sînt dispersați printre alte celule ale stratului muscular și fac sinapse ocazional între ei, cînd intră în contact (după E. Bozler, în B. Hanstrom, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere*, Springer-Verlag, 1928).

lor de la spongieri, pe care le-am mai amintit) și pînă la cele mai complexe, în care între o celulă receptoare specializată și un efector specializat se interpun lanțuri de neuroni autentici. Adeseori, o prelungire scurtă asemănătoare unui neuron poate conecta direct un receptor cu o celulă musculară, dar în cazul unora dintre cele mai complexe rețele nervoase, fibrele nervoase sînt foarte rar lungi. Cu toate acestea, prezența ocazională a unor fascicule distincte, cu conducere rapidă, arată că sistemul nervos, chiar la nivelul primitiv de organizare, tinde deja spre concentrarea celulelor și spre conductibilitatea rapidă atît de caracteristică sistemelor evoluate.

Viermii și artropodele. Pentru prima dată în evoluția morfologiei organismelor apare la anelide o proprietate remarcabilă, care, de altfel, se întîlnește și la vertebrate, deși întrucîtva mascată prin accentuarea complexității structurale; această proprietate este subîmpărțirea corpului într-o serie de segmente. Împreună cu celelalte structuri, sistemul nervos manifestă această segmentare, în cazul cel mai simplu sub forma agregării neuronilor în *ganglioni*, cîte unul în fiecare segment. Adeseori însă, ganglionii din mai multe segmente pot fuziona într-unul singur în timpul dezvoltării. Astfel, cea mai evidentă deosebire față de „rețeaua nervoasă" apare prin *centralizare* care are implicații

profunde asupra organizării sistemului nervos. În primul rînd, prin centralizare se stabilește o distincție netă între periferie, care include celulele efectoare și receptoare în cea mai mare parte a lor, și centru, diferențiat clar ca sistem de conducere a excitației la distanțe mari și, în special, de integrare a informațiilor. Segmentele tipice ale arcului reflex (neuron receptor sau senzitiv — neuron central — neuron efector sau motor) devin astfel bine delimitate, ceea ce niciodată nu se întîmplă la celenterate.

Această centralizare nu reprezintă doar o simplă agregare de neuroni într-o serie de ganglioni, ci presupune și o dispoziție ordonată în care anumite *părți* ale neuronilor sînt separate anatomic în vederea îndeplinirii unor funcții distincte. În cadrul unui singur ganglion (fig. 7—35), neuronii centrali și cei motori sînt aproape întotdeauna unipolari, adică prevăzuți cu o singură prelungire ramificată. Corpii acestor celule alcătuiesc un strat localizat adeseori ventral, în cazul celor mai simple forme de ganglioni, iar ramurile lor alcătuiesc o rețea dorsală complicată, denumită *rețea neurală*, în care se găsesc toate joncțiunile sinaptice. Aici se fac contactele atît între neuronii centrali și cei motori pe de o parte și fibrele senzitive care pătrund pe calea rădăcinilor nervilor ce conectează ganglionul cu periferia, pe de altă parte. Corpii celulari corespunzători acestor fibre senzitive sînt localizați întotdeauna periferic, în vecinătatea structurilor receptoare cu care intră în contact și sînt aproape întotdeauna bipolari. Ganglionii, în care sînt localizați corpii celulari și rețelele neurale sînt uniți între ei prin fascicule groase de fibre nervoase, denumite fibre *conective*. Fibrele din structura acestora pot fi senzitive, îndreptîndu-se dintr-un sens sau din altul spre ganglion, dar majoritatea sînt fibre ale unor neuroni centrali (interneuroni), implicați în funcțiile de releu și integrare a mesajelor nervoase între ganglioni. Adeseori, aceste fibre străbat distanțe lungi pe calea fasciculului nervos, făcînd variate conexiuni cu alte fibre din rețelele neurale ale mai multor ganglioni.

Ține lîngă această impresionantă centralizare și diviziune regională a funcțiilor, aceste sisteme nervoase mai manifestă și o tendință spre *cefalizare*, prin acumularea unor mase mari și deosebit de complexe de țesut nervos în regiunea capului, fenomenul avînd cauze foarte precise. La animalele active, structurile organelor de simț s-au concentrat la extremitatea anterioară, deoarece este mai important pentru supraviețuire să fie percepute semnalele din față decît cele din spate. Aglomerarea senzorială din regiunea anterioară presupune o cantitate mai mare de masă nervoasă pentru prelucrarea informațiilor. De aceea, creierul, sau ganglionul supraesofagian ca și ganglionii optici ai anelidelor și artropodelor reprezintă cele mai impresionante structuri ale acestor sisteme nervoase, nu numai prin masa lor, ci mai ales prin structura intimă mult mai complexă și mai ordonată decît a altor

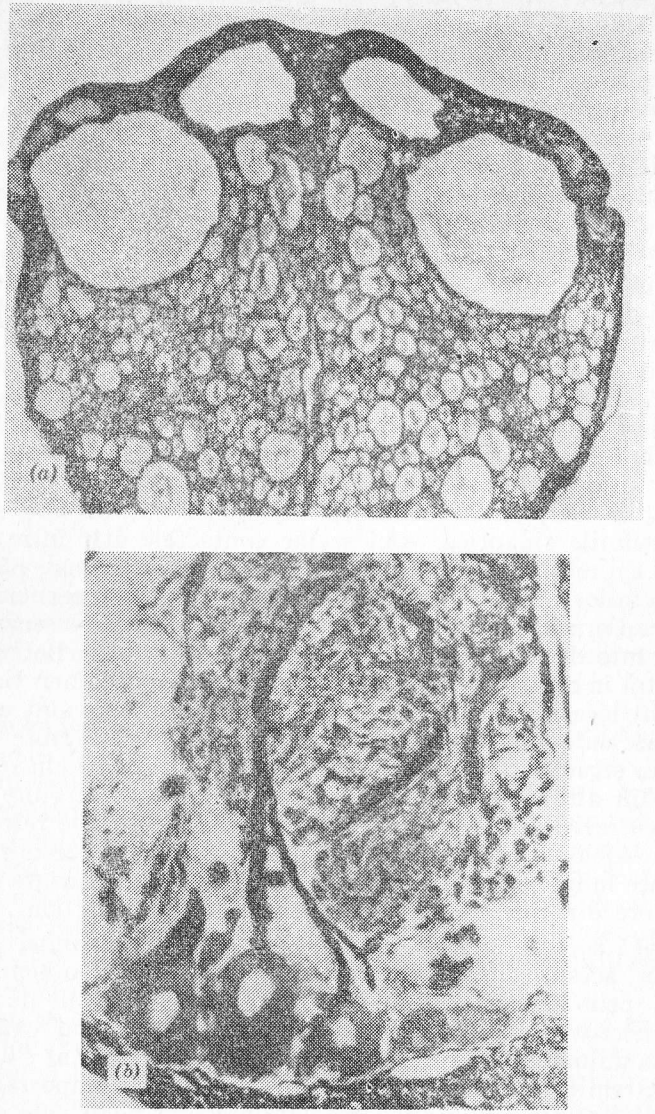


Fig. 7—35. Secțiune transversală printr-o conectivă (*a*) și printr-o parte a unui ganglion (*b*) din sistemul nervos al raculuí. În (*a*) se pot observa patru fibre gigante, o pereche de fibre laterale mari și o pereche de fibre mediane mai mici. Diametrele axonilor sînt extrem de diferite. În (*b*), corpii celulari ai motoneuronilor și ai interneuronilor, localizați ventral, trimit cite o prelungire spre partea dorsală în rețeaua nervoasă complexă în care se produc toate joncțiunile sinaptice (fotografii originale, de D. Kennedy).

ganglioni. În fig. 7—36, este înfățișată structura ganglionului optic al unei insecte, reconstituită pe baza unor secțiuni. În locul masei de fibre difuze a rețelei neurale din majoritatea ganglionilor, ganglionul optic prezintă o structură ordonată, stratificată. Mai mult, celulele în sine sînt mai complexe, iar corpii celulari ai neuronilor sînt mai intim implicați în regiunea sinaptică. Numeroase celule sînt multipolare și prezintă sinapse localizate în regiuni speciale. Se înțelege că această complexitate se datorește necesității prelucrării unor informații parvenite pe numeroasele canale senzoriale separate ale ochiului, într-un mod ordonat și cu grad ridicat de integrare. Cîteva nevertebrate mai posedă în plus și anumite mase vaste de țesut cerebral, care nu deservesc sisteme senzoriale. De exemplu, caracatițele sînt înzestrate cu o anumită zonă a lobului optic — așa-numitul „complex vertical" — care este o zonă de asociație de mare importanță. La aceste animale se poate vorbi de o discriminare vizuală sensibilă, însoțită chiar de „memorare" a imaginilor timp de mai multe zile. Dacă i se îndepărtează această structură, capacitatea discriminatorie se păstrează, dar memoria este abolită.

Trebuie să atragem atenția asupra faptului că este greșit să se creadă să structurile nervoase complexe din regiunea cefalică a animalului ar exercita un tip de dominanță cefalică, ca la vertebrate, la care o zonă „superioară", voluntară domină și guvernează alte părți ale sistemului nervos. Există toate dovezile că la majoritatea nevertebratelor, ganglionii segmentari au o considerabilă autonomie reflexă; ei primesc informații de la alte regiuni ale corpului, iar funcțiile lor sînt îndeaproape ajustate în funcție de ceea ce se întîmplă în orice parte a organismului, dar nu există nici un centru care să posede în exclusivitate prerogativele de a comanda și domina. Comportamentul este determinat de informațiile provenite dintr-o varietate de surse locale și exterioare. Unele dintre acestea pot precumpăni la un moment dat, determinînd inevitabil o activitate motorie specifică; alte informații pot doar să modifice activitățile prin surplusul de excitație sau de inhibiție pe care îl aduc. Sistemul în ansamblu este deci mai degrabă alcătuit din părți echivalente, decît bazat pe o ierarhie; nici un centru anume nu posedă un monopol semnificativ în procesele de control.

În afara centralizării mai avansate, sistemele nervoase ale artropodelor și anelidelor mai prezintă încă o deosebire semnificativă față de cele ale nevertebratelor inferioare: ele posedă neuroni cu viteză de conducere mult mai mare, capabili să medieze o serie de reflexe specifice rapide. Din acest punct de vedere sînt deosebit de interesante așa—numitele *fibre gigante* (fig. 7—35). Conducînd impulsurile cu viteze de pînă la 20—25 m/s, aceste fibre parcurg întreaga lungime a sistemului nervos, determinînd răspunsuri ale neuronilor motori la toate nivelele ganglionare. De exemplu, la crab și la homar, cele două perechi de fibre gigante din structura tractului nervos ventral fac sinapse cu neu-

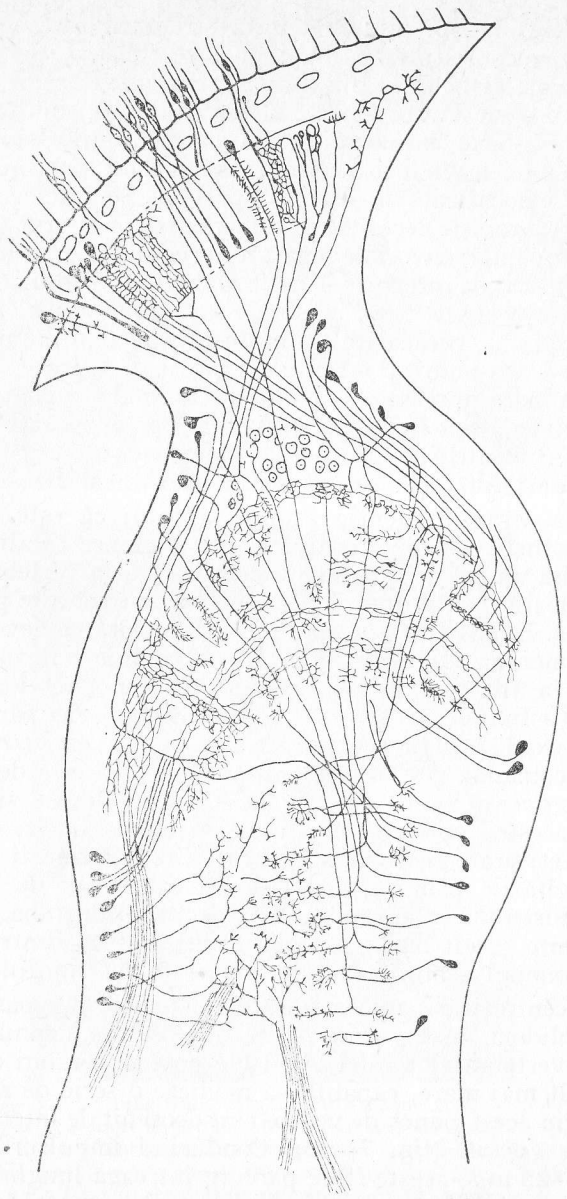


Fig. 7—36. Ganglionul optic la o muscă (după S. Ramon y Cajal și D. Sanchez, în B. Hanström, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere*, Springer-Verlag, 1928).

ronii motori corespunzători mușchilor flexori din fiecare segment abdominal și dacă sînt stimulate determină contracția masivă a flexorilor, ce se traduce prin cunoscutul reflex locomotor al acestor crustacee. Fibre asemănătoare provoacă retracția rapidă a rîmei în sol, fenomen bine cunoscut de pescari, cînd capturează momeala pentru pești. Deși aceste fibre gigante constituie un sistem de control „de urgență", funcția lor nu este determinată de un anumit centru; adeseori, impulsurile ce le străbat pot lua naștere în numeroase puncte diferite, din care se propagă apoi în celelalte regiuni.

Vertebratele. Din punct de vedere anatomic, sistemul nervos central al unui vertebrat se deosebește de cel al unui anelid sau al unui artropod în primul rînd prin faptul că este reprezentat de un trunchi nervos dorsal și nu ventral. La nivelul măduvei spinării, corpii celulari ai neuronilor centrali ca și sinapsele sînt localizate în substanța cenușie din centrul structurii; în creier, aceste straturi de celule sînt dispuse la exterior (scoarța). Sistemul nervos al vertebratelor, deși segmentar, nu presupune limitarea corpilor celulari ai neuronilor la regiunile fără sinapse, ca în cazul ganglionilor de la artropode, ci, în general, aceștia sînt mult mai intim asociați cu cîmpurile sinaptice.

De fapt, cea mai importantă deosebire dintre sistemul nervos al vertebratelor și cele descrise mai înainte se referă la masa sa considerabilă, realizată nu prin sporirea taliei celulelor, ci prin creșterea numărului lor. Cea mai puternică dezvoltare o cunosc acele segmente cefalice ce alcătuiesc creierul. La origine, creierul vertebratelor se prezintă sub forma a 3 vezicule: *creierul anterior*, primitiv din punct de vedere evolutiv, implicat la origine în prelucrarea senzațiilor olfactive și apoi în integrarea superioară, *creierul mijlociu*, implicat în procesul vizual, și *creierul posterior*, ce îndeplinește alte funcții senzitive și motoare, în special legate de echilibru și mai tîrziu de auz. Subdiviziunile acestor 3 regiuni sînt prezentate în tabelul 7-3.

Tabelul 7—3

Subdiviziunile creierului la vertebrate

Prosencefal (creierul anterior)	Telencefal	Cortexul cerebral Rinencefal (lobii olfactivi)
	Diencefal	Talamus Hipotalamus Neurohipofiza
Mezencefal (creierul mijlociu)		Lobii optici, tectum optic
Rombencefal (creierul posterior)	Metencefal	Cerebel, puntea
	Mielencefal	Măduva spinării

În seria vertebratelor se manifestă tendințe pronunțate spre adăugarea unor noi structuri cerebrale suprapuse celor vechi, cu preluarea unei părți din funcțiile acestora (fig. 7-37). Astfel, emisferele cerebrale de la mamifere reprezintă o masă „nouă" a creierului anterior, derivată din anumite structuri modest reprezentate la vertebratele inferioare și legate la origine de simțul mirosului. La amfibieni, de exemplu, la care nu există emisfere cerebrale dezvoltate, creierul mijlociu (în special *tectum*) reprezintă zona integratoare „superioară" pentru sistemele senzoriale speciale. Pe măsura dezvoltării emisferelor cerebrale, structurile creierului mijlociu își pierd însă funcția de proiecție finală, devenind un releu sinaptic de integrare, subiacent noilor centri corticali „superiori". Chiar și în evoluția mamiferelor se produce o expansiune evolutivă a zonelor dorsală și posterioară ale cortexului cerebral, materialul supraadăugat fiind de obicei numit neocortex. Astfel, creierul mamiferelor nu este de fapt o singură masă vastă, ci o serie de mase cu origine filogenetică serială și cu *participare funcțională serială*. Putem afirma, într-adevăr, că aceste regiuni ale creierului alcătuiesc o ierarhie.

Această ierarhie poate fi ilustrată atît cu ajutorul sistemelor motoare, care controlează neuronii motori spinali ce determină activitatea mușchilor, cît și cu ajutorul căilor senzoriale. În primul caz, celulele din zona motoare a cortexului cerebral formează un fascicul fibros masiv (fasciculul cortico-spinal sau piramidal), care coboară în măduva spinării făcînd sinapse cu neuronii motori din fiecare segment al acesteia. Alte regiuni ale creierului pot influența de asemenea zonele motoare ale măduvei, de exemplu, cerebelul și substanța reticulată a trunchiului cerebral. În cazul sistemelor senzoriale, fibrele primare ascendente cu originea în receptorii din piele sau din organele de simț din regiunea cefalică (vizual, auditiv etc.) fac o serie de stații-releu, dintre care aproape întotdeauna una se află în talamus, înainte de a ajunge la destinație în cortexul cerebral. Fiecare releu este de fapt o serie de sinapse, care prelucrează informațiile pe căi din ce în ce mai complexe, astfel încît așa-numiții centri superiori sînt de fapt „superiori" pentru că operează asupra mesajelor cu un grad înalt de integrare.

De aceea, creierul vertebratelor poate fi considerat ca un complex de centri care, deși inițial s-au dezvoltat ca zone de prelucrare pentru diferitele sisteme senzoriale, au devenit regiuni corelate, ce controlează acte comportamentale complexe, inclusiv cele legate de simțurile „speciale". Acești centri formează o ierarhie nu numai în ceea ce privește complexitatea funcțiilor lor, ci și în privința conexiunilor dintre ei, care permit exercitarea controlului asupra centrilor inferiori. În vîrful acestui „turn de control" se află cortexul cerebral, care primește în zonele sale senzoriale un „raport" complex privind lumea înconjurătoare,

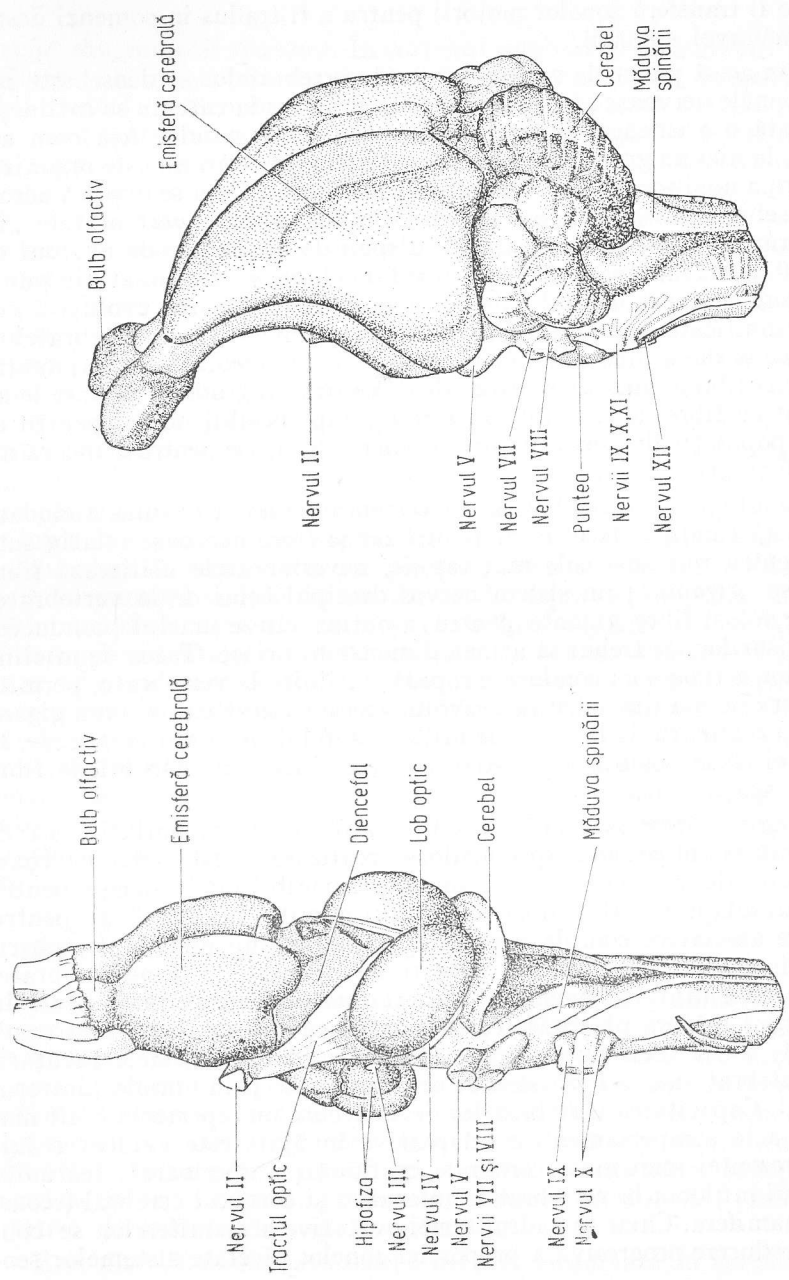


Fig. 7–37. Creierul de broască (stînga) și cel de iepure (dreapta) (după T. Torrey, *Morphogenesis of the Vertebrates*, Wiley, 1962, p. 500–501.

pe care îl transferă zonelor motorii pentru a fi tradus în comenzi destinate măduvei spinării.

Din acest punct de vedere, creierul vertebratelor se deosebește net de sistemele nervoase ale tuturor nevertebratelor la care nu se întîlnește niciodată o asemenea segregare a funcției de comandă. Așa cum am arătat, la nici un grup de nevertebrate sistemul nervos nu este organizat sub forma unei topografii regionale a controlului. Cum se explică această deosebire? Răspunsul este foarte simplu: numai vertebratele „își pot permite" acest lucru, deoarece dispun de un număr de neuroni de 100 000 de ori mai mare decît artropodul cel mai perfecționat din punct de vedere comportamental. Aceasta constituie realizarea evolutivă cea mai semnificativă reprezentată de sistemul nervos al vertebratelor. Ea a atras după sine o serie de modificări. Vertebratele au renunțat treptat la fibrele musculare capabile de contracții gradate, pe care le-au înlocuit cu fibre de tip „tot sau nimic", fapt posibil numai pentru că există populații de nervi motori suficient de dense pentru a inerva independent grupe de fibre.

Nu este mai puțin adevărat că vertebratele nu ar fi ajuns niciodată la această condiție dacă nu ar fi utilizat și fibre nervoase relativ subțiri. Pentru reflexele cele mai rapide, nevertebratele utilizează fibre nervoase „gigante"; un sistem nervos de tipul celui de la vertebrate, dacă ar folosi fibre gigante pentru a obține viteze mari de conducere a impulsurilor, ar trebui să atingă dimensiuni uriașe. Teaca de mielină a fibrelor nervoase cu conducere rapidă, întîlnite la vertebrate, permite unui nerv de 8 μ diametru să dezvolte aceeași viteză ca un axon gigant de 150 μ diametru de la crab, permițînd un fel de miniaturizare care, la rîndul ei, face posibilă o creștere considerabilă a numărului de fibre într-un spațiu dat.

Imaginea înfățișată ar fi incompletă dacă nu am aminti ceea ce reprezintă poate cea mai spectaculoasă realizare a sistemelor nervoase superioare ale vertebratelor, și anume disponibilitățile uriașe pentru controlul adaptativ al comportamentului numit „învățare" și pentru funcțiile asociative complexe pe care le reunim sub numele de conștiință. Bineînțeles, procesul de învățare se întîlnește și la nevertebrate, dar echipamentul lor neuronal limitat numeric nu permite decît în foarte mică măsură plasticitatea caracteristică vertebratelor în această privință, astfel încît putem trage concluzia că mecanismele învățării la nevertebrate au la bază stereotipii declanșate prin simple „întrerupătoare". Capacitatea vertebratelor de a executa un repertoriu mult mai larg de acte comportamentale adaptative învățate este evident rezultatul prezenței unei mase cerebrale cu funcții „superioare", tectumul creierului mijlociu la vertebratele inferioare și cortexul cerebral (scoarța) la mamifere. Chiar în cadrul seriei evolutive a mamiferelor se constată o reducere progresivă a proporției zonelor afectate sistemelor senzoriale sau motorii *specifice*. În cortexul cerebral al primatelor, pentru a ne referi la un grup cu maximă evoluție, regiuni vaste, în special din lobii frontali și temporali, nu sînt implicate în mod special în văz, auz, simț tactil sau orice sistem bine definit. Stimularea locală a zonelor temporale la bolnavi supuși unor intervenții neurochirurgicale produce uimitoare senzații de rememorare a unor evenimente din trecut; îndepărtarea chirurgicală a lobului frontal provoacă o serie de simptome caracteristice ce se concretizează printr-o pierdere a responsabilității și o comportare aberantă în viață. Putem face speculații asupra proceselor fiziologice ce au loc în aceste regiuni „obscure", dar este sigur că ele au o legătură oarecare cu ceea ce înțelegem prin „inteligență" care, mai mult decît degetul mare opozabil sau stațiunea bipedă, separă primatele superioare de toate animalele de pe pămînt.

Pentru a recapitula, să reamintim că unul dintre progresele remarcabile înregistrate de sistemele nervoase ale vertebratelor îl reprezintă dezvoltarea unor fibre nervoase scurte, cu conductibilitate ridicată, care pot fi cuprinse într-un spațiu limitat; odată cu aceasta, a început evoluția unei ierarhii „cu control de sus", ceea ce nu înseamnă că autonomia locală, segmentară s-a pierdut; aceasta este încă evidentă în unele răspunsuri simple legate direct de supraviețuire, dar în toate actele complexe, este modulată și controlată de către creier. Abandonarea concomitentă a fibrelor musculare cu acțiune gradată și adoptarea celor cu acțiune de tip „tot sau nimic" au conferit unităților motoare rezervate controlului o specificitate centrală nemaiîntîlnită și au permis organizarea topografică a regiunilor creierului. În sfîrșit, selectarea zonelor creierului ca centri de control nervos a mai avut și o altă urmare: anumite părți ale creierului au putut fi degrevate de funcții senzoriale sau motorii specifice, dezvoltîndu-se ca centri de asociație și memorie, în care se produc acele operațiuni pe care le numim „gîndire".

Sistemul nervos și comportamentul

Unul din obiectivele majore ale biologiei în studiul sistemului nervos este elucidarea căilor pe care este controlat comportamentul organismului. În principiu, comportamentul este totalitatea acțiunilor pe care organismul le întreprinde ca răspuns la anumite solicitări ale mediului (intern sau extern) și care modifică relațiile organismului cu acest mediu. Ca atare, comportamentul este evident o componentă importantă a tuturor funcțiilor organismului pluricelular, îndeplinind un rol activ în nutriție, reproducere, căutarea unui mediu convenabil și într-o diversitate de reglaje metabolice.

Este clar că numeroase reacții care se încadrează în această definiție nu sînt conforme cu utilizarea curentă a termenului de comporta-

ment. La plante, de exemplu, controlul orientării se realizează prin integrarea hormonală a dezvoltării. Mecanisme echivalente se întîlnesc și la animale și importanța sistemelor endocrine pentru comportament a fost deja menționată. Printre cele mai rapide și adecvate răspunsuri ale animalelor sînt însă cele produse prin controlul nervos al contracției musculare.

O trăsătură generală a tuturor actelor comportamentale se leagă de imposibilitatea clasificării lor în funcție de *scop*. Ele constau în secvențe complexe, adeseori caracteristice speciei, de acțiuni care nu au nimic comun în afară de natura mecanismelor neuromusculare prin care se realizează. Ne confruntăm iarăși cu problema centrală a biologiei organismului: desprinderea generalului dintr-o diversitate de particularități. Diversitatea comportamentală decurge din faptul că organismele sînt specializate pentru activitățile lor proprii, comportamentale specifice fiind la fel de „adaptate" ca și structurile specifice. Deoarece însă sistemul de control este comun, putem aborda problema generală încercînd să explicăm comportamentul pe baza substratului său nervos.

Tipuri de comportament. Chiar la cele mai complexe animale concluziile sînt clare atunci cînd complexitatea comportamentului se limitează la nivelul reflexului spinal, sau la nivelul fibrelor gigante, cum ar fi reflexul „de fugă" la artropode (gîndacul de bucătărie). Înainte de a evalua aceste concluzii, este util să facem o distincție între comportamentul *înnăscut* și cel *învățat*. Distincția este artificială; majoritatea actelor comportamentale înnăscute se pot modifica prin experiență, după cum chiar cele mai tipice comportamente învățate pot avea și componente înnăscute. Cele două tipuri de comportament sînt totuși bine delimitate, poate mai ales datorită căilor de studiu pe care au fost abordate: cercetările referitoare la comportamentul învățat sînt legate de psihologia experimentală, care pînă nu de mult descuraja orice încercare de a stabili corelații cu fenomenele nervoase. Comportamentul înnăscut, pe de altă parte, a fost abordat în primul rînd de către zoologi, mai ales în ultimii ani în cadrul unei școli europene condusă de K. Lorenz și N. Tinbergen. Etologii, după cum sînt denumiți cei ce se ocupă cu aceste studii, au fost în schimb atrași spre speculații, nu întotdeauna justificate, asupra substratului nervos al comportamentului înnăscut.

În esență, distincția dintre cele două tipuri de comportament constă în faptul că cel înnăscut se observă la animale crescute în izolare, și depinde de conexiunile neuronale determinate genetic pentru specia respectivă. Ritualul împerecherii la păsări, comportamentul de vînătoare la viespi ca și cîntul specific al unor păsări sînt exemple de comportament înnăscut. Comportamentul învățat, pe de altă parte, este prin definiție mai ușor de modificat în contact cu mediul. Exemple

tipice în acest sens sînt facilitarea circulației printr-un labirint la animalele cu experiență, sau dezvoltarea *răspunsurilor condiționate*, dintre care cel mai celebru exemplu este cel descris de către neurologul rus Pavlov, în care un cîine saliva ca răspuns la sunetul unui clopoțel. În asemenea experimente, sunetul clopoțelului poartă numele de stimul condițional; la început el este prezentat de cîteva ori împreună cu hrana (stimulul necondițional), iar ulterior, chiar în absența hranei, el evocă răspunsul condiționat. Trebuie să ne reamintim însă că orice act comportamental este produsul eredității, dar și al influențelor exercitate de mediu. Astfel, distincția dintre comportamentul învățat și cel înnăscut rămîne arbitrară în multe privințe, fiind încă în uz mai mult pe baza tradiției și din considerente pedagogice.

Învățarea. Spațiul nu ne permite să tratăm în detaliu problema comportamentului învățat, problemă de mare importanță ce face obiectul unei discipline separate, psihologia, cu toate că premisele ei sînt fundamental biologice. Biologii manifestă în prezent un deosebit interes pentru modul în care conexiunile nervoase ce stau la baza unor acte comportamentale se pot modifica în procesul „învățării" sau al „memorării".

Din păcate, neurofiziologia dispune de puține tehnici care să permită înțelegerea procesului învățării. Stadiul actual al cunoștințelor în acest domeniu cu dezvoltare rapidă poate fi prezentat pe scurt astfel: 1) Anumite structuri nervoase, simple, izolate, se pot modifica intern în așa fel încît unele acte motorii să se asocieze unor stimuli specifici; fenomenul a fost demonstrat, de pildă, în cazul unor ganglioni toracici de insecte. Așadar, învățarea nu este un fenomen specific maselor mari ale sistemului nervos central, cu organizare superioară și nici nu reprezintă un monopol al vertebratelor. 2) Prin electroencefalografie (EEG) se poate înregistra activitatea electrică de la suprafața creierului mamiferelor, produsă, probabil, de un număr foarte mare de celule nervoase; nu se știe dacă este vorba de o însumare a activităților acestor celule sau de modificări lente ale potențialelor de membrană. Modificările suferite de această activitate în diferite regiuni pot fi totuși corelate cu producerea unui răspuns condiționat și adesea ele alcătuiesc serii de fenomene locale, bine definite. Așadar, există într-adevăr corelații între activitatea electrică a celulelor nervoase și procesul învățării. 3) Se știe că anumite stări interne influențează multe acte comportamentale, fenomen denumit *motivație*; totodată, în dezvoltarea răspunsurilor învățate, relația dintre un răspuns și un stimul se stabilește cu ajutorul unor procese de „recompensare" sau întărire. Experimentul clasic utilizează ca „recompensă" hrana. Recent problema „recompensei" (și mai puțin direct a motivației) a intrat în sfera fiziologicului, prin descoperirea unui nou tip de „recompensă", mult mai eficace chiar decît hrana. Dacă se implantează electrozi permanenți în hipotalamus

sau în anumite puncte din aria septală a emisferelor cerebrale, șobolanii de experiență apasă singuri, fără întrerupere, pe comutatorul care închide circuitul stimulator. Acest tip de autostimulare poate fi folosit în locul hranei ca recompensă, de exemplu atunci cînd șobolanii învață să se descurce într-un labirint, sau să execute alte operații. 4) S-au făcut numeroase încercări de a descoperi procesele sinaptice care însoțesc instalarea răspunsului condiționat. Nu există mecanisme care să poată modifica posibilitatea activării sinapselor în perioade scurte de ordinul secundelor sau al minutelor, dar în perioade îndelungate (zile sau săptămîni) problema se pune altfel: în procesele de scurtă durată ar putea opera facilitarea sau *potențarea post-tetanică* (p. 342), sau anumite circuite de celule nervoase care se reexcită reciproc fără încetare, dar este improbabil ca aceste fenomene să explice procesele mai rezistente și de durată ale memoriei. 5) S-a sugerat existența unor sisteme de codificare moleculară a memoriei; deși există dovezi privind transferul de acid ribonucleic (ARN) între celulele sistemului nervos central, nu s-au descoperit încă mecanismele prin care un astfel de cod chimic s-ar putea traduce în repetate rînduri, în și din limbajul semnalelor electrice; pentru aceasta sînt necesare cunoștințe mai aprofundate privind comunicarea nervoasă în sine. 6) Deși sîntem tentați să considerăm sistemul nervos central al vertebratelor, spre deosebire de cele ale majorității nevertebratelor, ca funcționînd în cea mai mare parte prin acte comportamentale *învățate* în vederea relațiilor cu mediul, numeroase dovezi indică faptul că numai anumite tipuri de acte comportamentale sînt accesibile procesului învățării. Cu alte cuvinte, sistemul nervos nu este atît de plastic pe cît se credea pînă nu de mult. Dacă la amfibieni se rotesc experimental ochii în orbite cu 180°, animalele nu învață niciodată să se orienteze corect spre hrană. Șobolanii la care se leagă incorect tendoanele la oasele picioarelor prin mijloace chirurgicale nu-și mai pot folosi niciodată picioarele în mod normal, ci comit mereu aceleași greșeli în locomoție.

Învățarea este o facultate adaptativă a sistemului nervos ce se manifestă la diferite nivele de complexitate, dar nu toate sistemele nervoase și nici măcar toate regiunile unor sisteme nervoase evoluate o posedă. Cu toate eforturile făcute pentru descoperirea substratului nervos al procesului, pînă în prezent nu există nici o explicație completă în acest sens.

Trebuie să nu uităm faptul că pînă și cel mai strict înnăscut act comportamental suferă transformări pe parcursul dezvoltării și reflectă în oarecare măsură aspectele dezvoltării. Putem aduce pe cale experimentală numeroase acte comportamentale sub controlul unor stimuli noi prin procedee de condiționare. Pe de altă parte, există multe exemple de acte comportamentale învățate, ce funcționează în perioade specifice ale ciclului vital al organismului într-un mod atît de caracteristic încît pot fi confundate cu comportamentul înnăscut. De exemplu, numeroși pui de păsări trec printr-o perioadă în care diferite obiecte cu dimensiuni cuprinse strict între anumite limite, sau care se mișcă cu o anumită viteză, pot evoca răspunsuri caracteristice: puiul „se ia" după obiectul respectiv, ceea ce în mod normal este un răspuns adecvat în relațiile cu mama, dar în prezența altor stimuli duce la reacții bizare și neadecvate (puiul „se ține" neîncetat după experimentator). Acest proces a fost denumit *imprimare*, deși nu este probabil diferit de alte tipuri de învățare; el scoate însă la iveală o proprietate caracteristică a raporturilor dintre comportamentul învățat și cel înnăscut, și anume că, în unele situații sau momente, comportamentul învățat este deosebit de apt pentru a stabili anumite relații stimul-răspuns. Această receptivitate este ea însăși „înnăscută"; se poate presupune că următoarea etapă în evoluția raporturilor stimul-răspuns cu specificitate de specie va consta în limitarea sistemului de percepție pînă într-atît încît vor fi acceptate numai obiecte cu cîteva calități specifice; în acel moment, comportamentul însuși va fi în întregime înnăscut[61].

Reflexele și taxiile. Reflexele sînt, de fapt, exemple de comportament înnăscut, deși sînt socotite neinteresante din acest punct de vedere de către etologi. Animalele manifestă diferite răspunsuri cu grad mai mare de complexitate decît reflexele, cum ar fi locomoția dirijată înspre sau dinspre un stimul oarecare, răspunsuri numite *taxii* (*fototaxie*, atunci cînd stimulul este luminos, *geotaxie*, atunci cînd stimulul este forța gravitației etc.). Numeroase animale, printre care insectele, amfibienii și vertebratele superioare, își modifică direcția de mișcare în așa fel încît să o coordoneze cu cîmpul lor vizual. Aceste răspunsuri *optomotoare* sînt pe cît de interesante, pe atît de răspîndite; ele depind

[61] Învățarea, în înțelesul său cel mai complex, trebuie considerată ca o „funcție superioară", legată de activitatea cortexului cerebral. În absența cortexului nu se poate realiza învățarea complexă, fină, subtilă și nuanțată, ci numai unele „învățări" simple, dar și acestea destul de rudimentar realizate.

Rolul cortexului în învățare este de necontestat, dar nu este mai puțin adevărat că pentru realizarea optimă a procesului sînt importante și alte regiuni ale sistemului nervos, problema complicîndu-se și mai mult atunci cînd se încearcă stabilirea structurilor esențiale pentru realizarea diferitelor tipuri de învățare.

Importanța sistemului limbic în procesul învățării, deși greu de definit, reiese din datele clinice și experimentale care au arătat că în leziuni ale unor structuri făcînd parte din acest sistem (amigdala, hipocampul, septul etc.) se tulbură procesul de învățare.

Pînă în prezent s-au elaborat numeroase teorii care încearcă să explice mecanismul nervos al învățării, dintre care menționăm: „legătura temporară"; circuitele neuronale reverberante; compararea la nivel cortical a semnalelor și neconcordanța lor cu datele stocate anterior; modificări sinaptice modificările ARN, în sensul unei creșteri neuronale și al scăderii gliale; conexiunile neuronale în care rolul important îl joacă celulele stelate corticale, modificările mediatorilor sinaptici, activitatea formațiunii reticulate etc. (*n. ed. rom.*).

de efectul coordonator al ochilor, dar și al organelor sensibilității proprioceptive (în cazul vertebratelor, mai ales canalele semicirculare). Fenomenul poate fi ușor pus în evidență învîrtind o persoană așezată pe un scaun rotativ; în timpul rotirii și imediat după aceea, ochii execută o mișcare repetată (nystagmus) urmărind cîmpul vizual dintr-o parte în alta la fiecare rotație. Relativ recent s-au efectuat anumite experiențe ingenioase pentru examinarea unor comportamente similare la cărăbuși. Insectele în cauză se deplasează în natură, în mod obișnuit, cu capul în jos pe firele de iarbă. În vederea demonstrării răspunsului optomotor se poate înlocui firul de iarbă printr-un obiect din rafie, alcătuit din benzi ce se intersectează sub unghiul de 120°, formînd un glob și avînd exact greutatea insectei. Aceasta este imobilizată într-o anumită poziție, și rotește globul cu picioarele, întîlnind diferitele intersecții, exact ca atunci cînd merge cu capul în jos pe un fir de iarbă. Direcția „aleasă" de insectă în fiecare punct de intersecție se consideră ca taxie „la dreapta" sau „la stînga". Într-un alt experiment insecta fixată poate fi acoperită cu o mască prevăzută cu fante verticale, fiecare fantă corespunzînd ca poziție unui singur rînd vertical de omatidii din ochiul compus. Cînd fantele sînt luminate succesiv de la dreapta la stînga aplicîndu-se stimulii succesiv fiecărui rînd adiacent de omatidii, se reproduce situația în care insecta se rotește singură în raport cu o sursă de lumină. Modelul experimental este prezentat în fig. 7-38.

Cînd fantele sînt luminate pe rînd, cărăbușul învîrte globul, pentru a urmări unda de iluminări, așa cum fac multe animale pentru a urmări mișcările cîmpului vizual. Același lucru se întîmplă atunci cînd fantele sînt luminate din două în două, dar nu din trei în trei. Acest rezultat scoate la iveală un aspect interesant al organizării sistemului vizual, și anume faptul că omatidiile adiacente sau grupele de cîte

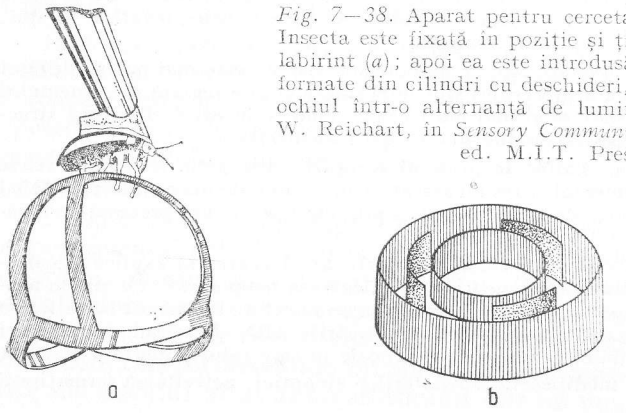


Fig. 7—38. Aparat pentru cercetarea fototaxiei la cărăbuș. Insecta este fixată în poziție și ține cu picioarele un glob-labirint (*a*); apoi ea este introdusă în centrul unei structuri formate din cilindri cu deschideri, prin care i se ilumineză ochiul într-o alternanță de lumină și întuneric (*b*) (după W. Reichart, în *Sensory Communication*, W.A. Rosenblith, ed. M.I.T. Press, 1961).

două omatidii alcătuiesc o succesiune ordonată în procesul de corelații ce determină percepția direcției, dar că omatidiile mai distanțate sînt conectate între ele în alt mod. Prin utilizarea unor stimuli mai rafinați s-au tras încă multe alte concluzii, dar acest exemplu este suficient pentru a demonstra valoarea unui experiment ingenios în furnizarea de date asupra conexiunilor nervoase ce stau la baza comportamentului „înnăscut".

Centrii. Succesiunea ordonată a mișcărilor membrelor în locomoție este, de asemenea, un exemplu de comportament înnăscut mai complex decît reflexele simple. Ca și multe alte tipuri de comportament, acesta constă dintr-o serie de mișcări, fiecare legată într-un model specific de cea precedentă. O problemă foarte veche referitoare la baza nervoasă a acestui tip de comportament a trebuit să aibă în vedere atît ordinea, cît și periodicitatea mișcărilor. Se poate presupune că organele de simț (fusurile musculare și alți proprioceptori din părțile corpului implicate în mișcare) informează despre îndeplinirea fiecărei mișcări individuale a seriei și că acest semnal inițiază apoi mișcarea următoare. Din acest punct de vedere, secvența ar fi programată sub forma unei serii de *reflexe în lanț*. Pe de altă parte, ar putea să existe anumiți centri în sistemul nervos care generează în sine o activitate nervoasă cu periferia. Unele experiențe mai recente referitoare la zborul lăcustei au abordat această problemă într-un mod direct; rezultate similare s-au obținut și la alte nevertebrate și, de asemenea, în experiențele asupra înotului peștilor.

Lăcustele, ca și alte insecte, zboară prin ridicarea și coborîrea aripilor, prin modificarea formei toracelui. Modificările de formă acționează asupra unei articulații complexe ce fixează aripile pe laturile toracelui. Mușchii zborului formează o masă mare în torace; ridicătorii aripilor comprimă toracele în direcția dorso-ventrală, dar coborîtorii sînt mai complicați, putînd răsuci aripa într-o anumită direcție în vederea picajului și schimbînd unghiul de atac. Insectele mai evoluate, cu zbor rapid, cum sînt albinele și muștele, posedă un sistem special de stimulare, în care un singur impuls nervos poate declanșa o serie întreagă de bătăi ale aripilor, dar la lăcuste, contracția este provocată în fiecare grupă de mușchi cu ajutorul a 1—2 impulsuri transmise pe calea cîtorva fibre nervoase motoare (alt exemplu privitor la caracterul economic al inervației caracteristice artropodelor). Întreaga secvență de stimulări implicînd aripile anterioare și apoi pe cele posterioare durează cca 60 ms, repetîndu-se deci de aproximativ 17 ori/s.

Secvența de descărcări produse în nervii motori care determină acțiunea acestui sistem coordonat de zbor poate fi inițiată și menținută prin diferite mijloace. Un curent de aer aplicat deasupra capului declanșează zborul prin stimularea perilor senzitivi din această regiune,

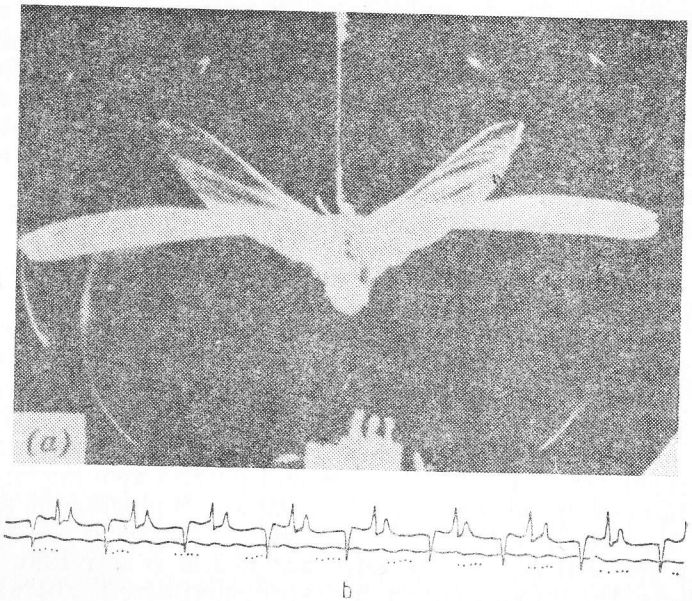


Fig. 7—39. a) Dispozitiv experimental pentru studierea zborului lăcustei. Animalul este fixat într-un curent de aer, cu electrozi de înregistrare implantați în diferiți mușchi ai aripilor; imaginile stroboscopice, ca cea din figură, pot fi corelate cu înregistrările activității nervoase în timpul zborului (după D. Wilson și T. Weis-Fogh, J. Exp. Biol., *39*, p. 643, 1942). *b*) Descărcarea neuronilor motori ai mușchilor zborului într-un preparat privat de impulsurile senzitive prin secționarea nervilor. Pe parcursul înregistrării, un nerv senzitiv era stimulat, furnizînd excitația, dar frecvența stimulării nu avea nici o legătură cu ritmul zborului (după D. Wilson și E. Gettrup, J. Exp. Biol., *40*, p. 171, 1963).

sensibili în mod normal la vînt; îndepărtarea suportului pe care se sprijină insecta cu picioarele declanșează zborul, dar nu îl menține. Nici unul din acești stimuli senzoriali nu este indispensabil zborului. Chiar dacă se izolează ganglionul din mezotorace (de la care pleacă nervii motori spre mușchii zborului) de restul sistemului nervos central, dar nu se întrerup conexiunile sale cu aripile, el mai generează impulsuri nervoase adecvate pentru zbor (fig. 7—39). Aceasta nu exclude însă posibilitatea ca informația senzorială provenită de la aripă să determine producerea secvenței, mai ales ținînd seama de faptul că înregistrările activității nervilor senzitivi în timpul zborului indică o cantitate considerabilă de informație ce circulă pe aceste canale. (Totuși se pare că nu așa stau lucrurile, cînd se întrerup și legăturile cu mușchii aripilor, ganglionul fiind astfel izolat complet.) Înregistrîndu-se activitatea nervilor motori care pleacă de la ganglion, secvența de impulsuri apare intactă (deși cu o frecvență ceva mai joasă), atîta timp cît o anumită informație senzorială mai parvine ganglionului. Nu are nici o importanță cîte fibre senzitive sînt stimulate sau cu ce frecvență. Singura lor contribuție constă în ridicarea „stării excitatorii centrale" a ganglionului la un nivel la care pot fi generate impulsuri. Procesul depinde în privința periodicității de centrul respectiv, și nu de semnalele sosite, care exercită probabil un reglaj fin suplimentar al stării deja prezente, pe care chiar o pot *bloca* dacă sînt necorespunzătoare fazei ce urmează a fi executată.

Puținele date de care dispunem indică faptul că în cazul unor sisteme nervoase centrale există anumiți centri destinați producerii unor acte comportamentale complexe, performate, ale căror proprietăți depind de cele ale centrilor. Problema existenței unor astfel de centri a fost ridicată de numeroase exemple de comportamente extrem de complexe care se declanșează prin mecanisme extraordinar de simple. Perii senzitivi de pe picioarele mușchilor sînt inervați de mai multe celule nervoase, dintre care una este sensibilă la diferite zaharuri iar alta la săruri. Dacă se stimulează un singur nerv senzitiv prin aplicarea unei mici picături dintr-o soluție de zahar la capătul perișorului corespunzător, insecta își scoate trompa și începe să bea. Același lucru se întîmplă și dacă se izolează capul insectei, atîta timp cît persistă trenul de impulsuri din nervul senzitiv. Evident, o singură fibră senzitivă poate declanșa comportamentul, dar un singur tren de impulsuri transmise pe calea unei singure fibre nu conține informația necesară programării secvenței complexe de contracții ale mușchilor implicați. De aceea, neuronii centrali sînt aceia care organizează procesul, informația senzitivă avînd doar rol declanșator.

Se pune întrebarea dacă există dovezi directe referitoare la existența unor astfel de centri. Dacă un anumit comportament poate fi determinat de un stimul specific și dacă secvența stimulatoare depinde de proprietățile centrului, înseamnă că stimularea electrică directă a acestuia ar putea reproduce fenomenul. Într-adevăr, în tot mai multe cazuri s-a reușit evocarea unor acte comportamentale pe această cale. De exemplu, stimularea electrică a unor regiuni ale creierului la păsări poate declanșa anumite mișcări stereotipe, sau cîntecul caracteristic speciei. Rezultate similare s-au obținut la insecte, unde stimularea locală a creierului poate evoca mișcări respiratorii sau emisiuni sonore perfect normale. Toate aceste rezultate indică o organizare inerentă unor anumite părți ale sistemului nervos, care face posibilă generarea unor serii ordonate de semnale chiar în urma unei declanșări atît de puțin specifice cum este șocul electric artificial.

Comportamentul înnăscut. Conceptul de centru nervos este foarte apropiat de cel dezvoltat de etologi în interpretarea comportamentului

înnăscut; în această interpretare comportamentul se consideră a avea originea într-un centru, iar comanda specifică ce inițiază actul comportamental poartă numele de *declanșator*. S-au acumulat nenumărate dovezi experimentale care demonstrează că diferite răspunsuri complexe pot fi determinate de un singur stimul. De exemplu, comportamentul de luptă prin care peștele-lună mascul își apără teritoriul de cuibărire este declanșat în mod caracteristic de culoarea roșie a abdomenului masculilor apți de reproducere. Fenomenul a fost studiat extensiv cu ajutorul unor modele, cum ar fi obiecte de lemn de dimensiunile peștelui, vopsite în roșu, care declanșează comportamentul de luptă; nu este necesar să reproducă exact forma și caracteristicile peștelui, culoarea roșie fiind suficientă ca declanșator.

La începuturile etologiei, asemenea observații au dus la concluzia că sistemele ce controlează comportamentul ar avea o organizare foarte rigidă; se consideră că unui anumit stimul i-ar corespunde un centru precis („mecanism declanșator înnăscut"); mai mult, centrului i se atribuia o „energie proprie", acumulată în timp, care uneori se manifestă prin producerea spontană a actului comportamental în absența declanșatorului corespunzător. În general, etologii nu manifestă un interes deosebit pentru substratul nervos al comportamentului, concentrîndu-și atenția mai mult asupra naturii comportamentului în sine și căilor pe care el s-a dezvoltat.

Este evident că actele comportamentale „înnăscute" care depind de o anumită organizare neuronală pot fi moștenite și modificate în evoluție exact ca orice structură. Una din cele mai importante contribuții ale etologiei a fost tocmai dezvoltarea acestui concept prin dezvăluirea etapelor evolutive și a rezultatelor evoluției.

Unul dintre cele mai bine studiate tipuri de comportament este comunicarea în natură, act care implică doi participanți din aceeași specie sau din specii diferite. Comportamentul unuia din ei servește ca semnal pentru celălalt, care răspunde într-un anumit mod; rolurile se pot schimba, cel de-al doilea devenind emițător și primul receptor. Asemenea relații se manifestă în ritualurile împerecherii, în comportamentul agresiv și de apărare a teritoriului, în grija părinților față de pui, în comunicarea la organismele sociale și în numeroase confruntări între specii, cum ar fi raporturile prădător-pradă. Aceste comportamente implică adeseori acte sau mișcări stereotipe care servesc ca stimuli pentru alte organisme și de cele mai multe ori aceste semnale se aseamănă cu anumite acte din alt context comportamental. De exemplu, cînd unii fluturi întîlnesc prădătorul, ei fac anumite mișcări cu aripile din față, lăsînd să se vadă o pereche de pete mari de pe aripile posterioare, care provoacă prădătorului o reacție de frică. Aceste mișcări ale fluturelui seamănă foarte bine cu mișcările de luptă, dar sînt declanșate de împrejurări diferite. Procesul prin care actul comportamental este transpus dintr-un context în altul poartă denumirea de *ritualizare*.

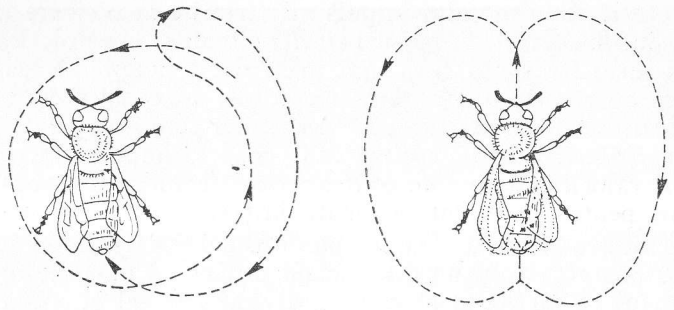


Fig. 7—40. Comunicarea prin dans la albinele lucrătoare. În stînga, dansul circular semnalizează prezența hranei în apropierea stupului; în dreapta, dansul balansat indică direcția și distanța la care se află o sursă de hrană mai îndepărtată. Unghiul pe care îl formează porțiunea dreaptă indică direcția față de soare, iar frecvența balansurilor, distanța (după Karl von Frisch, *Bees*, Cornell Univ. Press, 1950).

Explicația acestor fenomene a început să se contureze în ultimul timp. De exemplu, ingenioasele experiențe ale lui von Frisch au scos la iveală existența unui remarcabil sistem de comunicare între albinele lucrătoare dintr-un stup, bazat pe dansurile executate de albinele-cercetași, cînd semnalează o sursă de hrană. Pe scurt, dansul indică, prin forma și înclinația mișcărilor sale față de verticala locului, direcția (în raport cu poziția soarelui) în care se află hrana, iar frecvența mișcărilor abdomenului semnalează distanța pînă la locul cu hrană (fig. 7-40). E greu de imaginat pe ce căi s-a ajuns la dezvoltarea unui asemenea sistem de comunicare; s-a observat însă recent că numeroase insecte efectuează anumite mișcări circulare cînd descoperă o sursă de hrană, iar altele cînd aterizează din zbor execută mișcări ale abdomenului cu frecvență proporțională cu distanța parcursă în zbor. Unele din aceste insecte nu sînt sociale și mișcările lor pot să fie nesemnificative din punctul de vedere al comunicării, dar la albine ele au dobîndit o semnificație evidentă. Ca și în alte cazuri, sistemul de comunicare a apărut prin dezvoltarea receptivității față de un semnal preexistent, adecvat ca stabilitate și conținut informațional.

S-ar putea ca la originea noilor semnale să stea și transferul unor activități motorii de la un grup de mușchi la altul. Înregistrînd în condiții naturale impulsurile ce străbat anumiți nervi motori la lăcuste, s-a observat că descărcările dintr-o grupă de mușchi sînt reflectate cu frecvență mai joasă și fără un efect la grupe de mușchi situate pe alte

canale motorii. De exemplu, impulsurile trimise la picioare în timpul mersului sînt însoțite de impulsuri similare trimise la aripi, deși acestea din urmă au o frecvență ceva mai joasă decît pragul necesar pentru producerea mișcării aripilor. E ușor de observat că în acest caz există deja posibilitățile de control pentru un nou comportament; dacă întîmplător pragul pentru exprimare ar coborî, impulsurile respective ar putea fi valorificate într-un context complet diferit de cel al mișcării picioarelor pentru care sînt destinate inițial.

După aceste precizări asupra mecanismelor ce stau la baza controlului și poate a evoluției comportamentului, să mai subliniem încă o dată faptul că un comportament individual se selecționează în virtutea unor scopuri strategice foarte specifice. În nici o altă situație nu este mai bine ilustrat acest lucru decît în cazul comportamentului stereotip „înnăscut" îndreptat împotriva altor specii, în special a speciilor prădătoare. Măsurile și contramăsurile atît de complicate ale unor asemenea strategii comportamentale ne duc cu gîndul la un joc de război între prădător și pradă ce durează de milioane de ani. Sugestivă în acest sens este relația dintre lilieci și numeroșii fluturi cu care aceștia se hrănesc. Liliecii luptă prin emiterea de ultrasunete (deasupra limitei de frecvență a auzului uman) și recepționarea „ecoului"; acest sistem „sonar" este utilizat în capturarea insectelor, exact ca în tehnică și este uimitor de eficient chiar în detectarea unor obiecte foarte mici. Anumite genuri de fluturi cu care se hrănesc liliecii posedă receptori acustici sensibili la frecvențele cu care emit liliecii în sistemul lor de ecolocație; aceștia sînt capabili să detecteze emisiunile de ultrasunete ale liliecilor de la distanțe de peste 30 m. Ca răspuns la impulsurile nervoase produse într-o singură fibră senzitivă, fluturele aterizează îndoindu-și aripile sau se angajează într-o acțiune complicată de evadare (fig. 7-41). Recent s-a comunicat chiar că anumiți fluturi sînt capabili să producă ei înșiși impulsuri sonore care interferă cu sistemul de ecolocație al liliacului.

Aceste exemple urmăresc să sublinieze ideea că actele comportamentale pot lua un număr imens de forme speciale, adaptate condițiilor în care trăiește organismul. Această uriașă diversitate de răspunsuri cu specificitate de specie indică într-adevăr existența unor mecanisme comune de control exercitate de sistemul nervos central. Dar răspunsurile specifice care permit organismului individual să facă față cerințelor mediului s-au perfecționat pe parcursul multor generații de selecție sub influența acelui mediu din care sistemul nervos central este capabil să extragă diferite elemente semnificative. Numeroase comportamente sînt îndreptate împotriva altor organisme, ceea ce ne îndepărtează de problemele organismului individual, conducîndu-ne în domeniul biologiei populațiilor, subiectul unui alt volum al acestei trilogii, semnat de MacArthur și Connell.

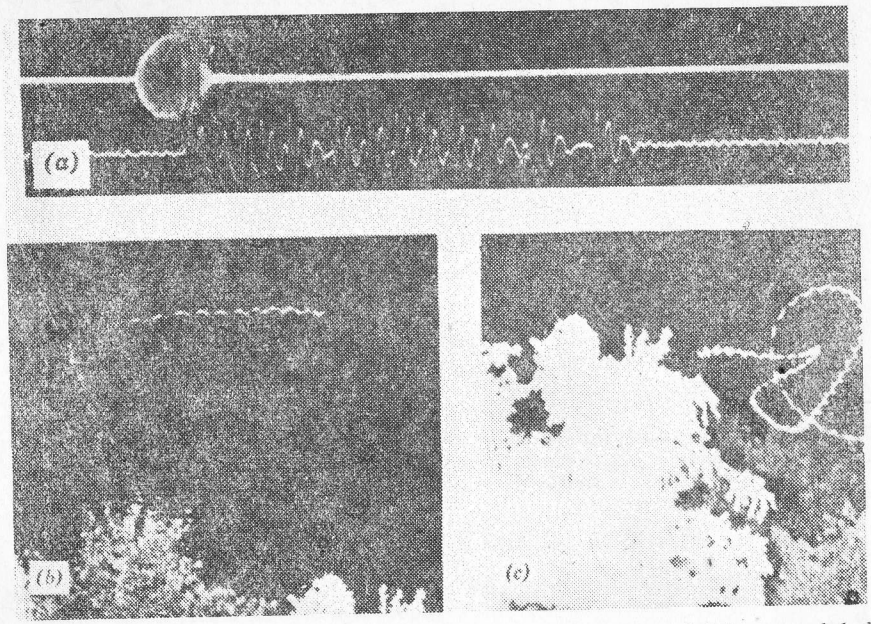


Fig. 7—41. a) Răspunsul „urechii" (organul timpanic) al fluturelui la semnalul de orientare emis de un liliac din apropiere. Traseul osciloscopului, prezentat în partea de sus a figurii, redă „strigătul" liliacului, înregistrat cu un microfon ultrasonic. Traseul din partea de jos redă trenul de impulsuri declanșate pe nervul senzitiv al organului timpanic al fluturelui, care se afla la cîțiva metri de liliac. *b*) și *c*) Încercările de evadare întreprinse de fluturele confruntat cu o serie de strigăte de liliac artificiale, generate de un difuzor. Fluturii au fost fotografiați într-o incintă puternic luminată; sunetul s-a emis imediat după declanșarea camerei de luat vederi. În felul acesta, primele trasee se datorează zborului ca atare, răspunsurile la sunet producîndu-se ceva mai tîrziu și constînd într-un plonjon rapid (*b*) sau într-o serie de ocolișuri întîmplătoare (*c*). (după K.D. Roeder și A.E. Treat, American Scientist, 49, p. 135, 1916).

BIBLIOGRAFIE SUPLIMENTARĂ

Indicațiile bibliografice date în legendele figurilor oferă surse valoroase de informație suplimentară. Recomandăm, în special, următoarele lucrări, ca indicații bibliografice generale pentru problemele tratate în fiecare capitol.

CAPITOLUL 1 PROBLEMA DIVERSITĂȚII

MacArthur, R.H., și J. Connell, 1965. *The Biology of Populations*, Wiley, New York (trad. în lb. română: Biologia populațiilor, Ed. Științifică, 1970).

Simpson, G.G., C. S. Pittendrigh, și L.H. Tiffany, 1957, *Life: An Introduction to Biology*, Harcourt, Brace, New York.

Stern, H., și D. Nanney, 1965, *The Biology of Cells*, Wiley, New York.

CAPITOLUL 2 BIOLOGIA MICROORGANISMELOR

Burnet, F.M., și W.M. Stanley (Eds.), 1959, *The Viruses; Biochemical, Biological and Biophysical Properties*, vol. 1—5, Academic Press, New York.

Gunsalus, I.C., și R.Y. Stanier (Eds.), 1960—1964, *The Bacteria; a Treatise on Structure and Function*, col. 1—4, Academic Press, New York.

Jahn, T.L., și F.F. Jahn, 1949, *How to Know the Protozoa*, Wm. P. Brown, Dubuque.

Luria, S.E., 1953, *General Virology*, Wiley, New York.

Mackinnon, D.L., și R.S.J. Hawes, 1961, *An Introduction to the Study of Protozoa*, Oxford, London.

Smith, G.M., 1955, *Cryptogamic Botany*, vol. 1, 2nd ed., McGraw-Hill, New York.

Stanier, R.Y., M. Doudoroff, și E.A. Adelberg, 1963, *The Microbial World*, 2nd ed., Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Tartar, V., 1961, *The Biology of Stentor*, Pergamon, London.

Thimann, K.V., 1963, *The Life of Bacteria*, 2nd ed., Macmillan, New York,

CAPITOLUL 3 ORGANISMELE PLURICELULARE

Barnes, R.D., 1963, *Invertebrates Zoology*, Saunders, Philadelphia.

Bloom, W., și D.W. Fawcett, 1962, *A Textbook of Histology*, 8th ed., Saunders, Philadelphia.

Bonner, J.T., 1959, *The Cellular Slime Molds*, Princeton University Press, Princeton, N.J.

Buchsbaum, R., 1948, *Animals without Backbones*, University of Chicago Press, Chicago.
Esau, K., 1965, *Plant Anatomy*, 2nd ed., Wiley, New York.
Foster, A.S., și E.M. Gifford, 1959, *Comparative Morphology of Vascular Plants*, Freeman, San Francisco.
Smith, G.M., 1955, *Cryptogamic Botany*, vol. 1, 2nd ed., McGraw-Hill, New York.
Young, J.Z., 1962, *The Life of Vertebrates*, 2nd ed., Oxford, Clarendon.

CAPITOLUL 4 REPRODUCEREA ORGANISMELOR PLURICELULARE

Gorbman, A., și H.A. Bern, 1962, *A Textbook of Comparative Endocrinology*, Wiley, New York. (Capitolele referitoare la controlul endocrin al reproducerii.)
Maheshwari, P., 1950, *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*, McGraw-Hill, New York.
Rothschild, L., 1956, *Fertilization*, Methuen, London.
Simpson, G.G., C.S. Pittendrigh, și L.H. Tiffany, 1957, *Life: An Introduction to Biology*, Harcourt, Brace, New York.

CAPITOLUL 5 DEZVOLTAREA

Balinsky, B.I., 1960, *An Introduction to Embryology*, Saunders, Philadelphia.
Barth, L.J., 1964, *Development: Selected Topics*, Addison-Wesley, Reading, Massachusetts. (Se ocupă mai ales de problemele genetice ale dezvoltării.)
Esau, K., 1965, *Plant Anatomy*, 2nd ed., Wiley, New York.
Saxen, L., și S. Toivonen, 1962, *Primary Embryonic Induction*, Legos, London (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.).
Smith, G.M., 1955, *Cryptogamic Botany*, vol. 1, 2nd ed., McGraw-Hill, New York.
Waddington, C.H., 1956, *Principles of Embryology*, George Allen and Unwin, London.

CAPITOLUL 6 METABOLISMUL ORGANISMELOR PLURICELULARE

Davson, H., 1959, *A Textbook of General Physiology*, 2nd ed., Churchill, London.
Greulach, V., și J.E. Adams, 1962, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, New York.
Krogh, A.M., 1941 (ed. nouă 1959), *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms*, University of Pennsylvania Press, Philadelphia.
Prosser, C.L., și F.A. Brown, Jr., 1961, *Comparative Animal Physiology*, 2nd ed., Saunders, Philadelphia.
Ray, P.M., 1963, *The Living Plant*, Holt, Rinehart and Winston, New York.
Smith, H.W., 1953, Jan., *The Kidney*, Scientific American.
Steward, F.C. (Ed.), 1959, *Plant Physiology*, vol. 2, Academic Press, New York.
Wiggers, C.J., 1957, May, *The Heart*, Scientific American
Zimmermann, M., 1963, March. *How Sap Moves in Trees* Scientific American.
Zweifach, B., 1959 Jan., *Microcirculation of the Blood*, Scientific American.

CAPITOLUL 7 INTEGRAREA

Bliss, E.L. (Ed.), 1962, *The Roots of Behavior*, Harper, New York.
Butler, W.L., și R.J. Downes, 1960, Dec. Light and Plant Development, Scientific American.
Davson, H., 1959, *A Textbook of General Physiology*, 2nd ed., Churchill, London. (Capitolele referitoare la nervi, mușchi și organele de simț sînt foarte valoroase.)

Eccles, J.C., 1963, *The Physiology of Synapses*, Academic, New York.
Von Frisch, K., 1950 (ed. nouă 1956), *Bees : Their Chemical Sense, Vision and Language*, Cornell University Press, Ithaca, New York.
Galston, A., 1964, *The Life of the Green Plant*, 2nd ed., Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
Gorbman, A., și H.A. Bern, 1962, *A Textbook of Comparative Endocrinology*, Wiley, New York.
Griffin, D.R., 1958, *Listening in the Dark*, Yale University Press, New Haven.
Hillman, W.S., 1962, *The Physiology of Flowering*, Holt, Rinehart and Winston, New York.
Hodgkin, A.L., 1964, *The Conduction of Nervous Impulse*, Sherrington Lectures, 7 C.C. Thomas, Springfield, Ill.
Hubel, D.H., 1963, Nov., *The Visual Cortex of the Brain*, Scientific American.
Huxley, H.E., 1958, Nov., *The Contraction of Muscle*, Scientific American.
Katz, B., 1952, Nov., The Nerve Impulse. *Scientific American*.
Leopold, A.C., 1955, *Auxins and Plant Growth*, University of California Press, Berkeley.
Miller, W., F. Ratliff, și H.K. Hartline, 1961, Sept., How Cells Receive Stimuli, Scientific American.
Penfield, W., și L. Roberts, 1959, *Speech and Brain Mechanisms*, Princeton University Press, Princeton, N.J.
Prosser, C.L., și F.A. Brown, Jr., 1961, *Comparative Animal Physiology*, 2nd ed., Saunders, Philadelphia. (Indicație bibliografică utilă pentru abordarea comparativă a unor probleme speciale).
Salisbury, F.B., 1957, April, *Plant Growth Substances*, Scientific American.
Society for Experimental Biology Symposia, 1962, *Biological Receptor Mechanisms*, Cambridge, London.
Sperry, R.W., 1959, Nov., *The Growth of Nerve Circuits*, Scientific American.
Wilson, E.O., 1963, May, *Pheromones*, Scientific American.

INDEX

Acetilcolină 263, 267, 300, 304, 335
  efectul asupra inimii 263, 335
Achyla 278
Acid carbonic (H_2CO_3) 261
  — clorhidric 222
  — dezoxiribonucleic (ADN) 32, 37, 40, 47, 48
  — hialuronic 126
  — indol -3- acetic (IAA) 270
  — lactic 214
  — neuraminic 40
  — para-aminohipuric (PAH) 241
  — ribonucleic (ARN) 22, 36, 360
  — uric 242
Acini (pancreatici) 224
Acoela 111
Acrasină 88
Acrozom 119, 126
Actină 185, 328, 330
Actomiozină 328, 330
Adaptare 15, 105
  — restrictivă 19, 22, 61
  — la bacterii 54—55
  — la protozoare 65—69
  — la alge pelagice 58
  — și multicelularitatea 105—109
  — și corticosuprarenala 280—281
  — la întuneric 318
Adenozin-trifosfat (ATP) 330
Adeziunea celulelor 90
Adrenalină 267, 304
Agar 44
Agregare, la mixomicete 86—90, 176
Albine, dansuri de comunicare 367
Alge 56—106
  — verzi 61
  — marine 59, 60
  — și bacteriile fotosintetice 61
  — verzi-albastre 50, 61, 90, 215
  — reproducerea 71—76, 77—79
  — brune 136, 160, 200
Alungirea, în vîrful rădăcinii 153
  — în cambiu 159
Alveole 219
Amfibieni, reproducerea 121, 147
  — dezvoltarea 175, 177, 194
  — sistemul circulator 254
  — creierul mijlociu 354
Amidon 247
Amilaza 222, 224
Aminoacizi 242
  — și bacteriile 49
  — și *Tetrahymena* 63
Amibă 62, 67, 76, 81
  — ca stadiu la mixomicete 86
Amibocite 243
Amoniac (NH_3) 49
Amphioxus 169
Ampule, canalele semicirculare 310
Anelide, fotoreceptori 313, 348
  — sistem nervos 348
Anemie falciformă 204
Anhidraza carbonică 211
Ansa lui Henle 240
Anteră 128
Anteridie 278
Antibiotice 53
Anticolinesteraze 304
Antifertilizină 126
Anus 170
Aortă 264
Apa 231, 239, 272
  — și plantele 225, 234
  — pierderea sub formă de vapori la insecte 227
  — și funcția renală 235—243

— și sistemele de transport 244
— și protozoarele 59
Arbust de plută 192
Arc reflex 349
Arenicola, hemoglobina 260
Arici de mare, fecundarea 124
— dezvoltarea 194
Artere 252, 264
— carotida 264
— renală 337
Arteriole 263
— aferente în rinichi 337
— eferente, în rinichi 337
Artropode, musculatura 333, 348
— sistem nervos 348
Ascensiunea sevei 233
Ascomycetes 157
Auricule 254
Autotrofe 53, 216
Auxine 277
Ax animal-vegetativ 193, 194, 200
Axon 181—183, 284, 287
— gigant 292
— senzorial 337
— motor 337
Azot și bacteriile 50
— și algele verzi-albastre 50, 61
Azotobacter 50

Bacterii 32, 43, 47, 49, 51, 52, 53, 215
— structură 22
— nutriție și metabolism 48—49
— adaptare 54
— fotosintetice, comparație cu algele 48, 55
— curba de creștere 145—148
— și extremele de temperatură 215
Bacteriofag 34, 37, 40, 41
— acizii nucleici 37
Basidiomycetes 107
Bastonașe 320—321
Bayliss, W. M. 267
Beijerinck, M. W. 51
Bernard, Claude 251, 300
Bernstein, J. 289, 295
Bioxid (Dioxid) de carbon 50, 225, 226, 228, 262, 266
— fixarea 50
— și stomatele 225—227
— și spiraculele 227
— transportul 261
Blastocel 168
Blastoderm 169, 173
Blastomere 196
Blastopor 169, 197
— buza dorsală 197
Blastula 169, 174, 195
— la *Styela* 174
— la amfibieni 175
— și axul animal-vegetativ 194
Blocarea potențialului 295
Bowmann, William 238
Branhii 218, 229
Brien, P. 100
Broască, reproducerea 147
— dezvoltarea 197—199
Bryophyta 109
Bulbi 115

Calciu 94
Căldura 213
Caloză 190
Cambiu 157, 160, 161, 187, 189
— al suberului 192
Canale semicirculare 310—311
Cannon, W. B. 281
Carboxipeptidaza 224
Capilare 252, 253, 262
Caroteni 272, 318
Carotidă 264
Carpelă 128
Cartilaj 205
— la șobolan 205
Cefalizare 349
Celenterate 109—111, 170
— tractul digestiv 220
— sistemul muscular 326
— rețele nervoase 348
Celulă 27, 29, 76
— peretele 21, 48
— și reproducere 112—113, 131
— diferențierea la plantele lemnoase 186—193
— transport 243
— alungire 271
— cromafine 281
— anexa 192, 225
— ou 116
— — și inseminarea 120—124
— — și fecundarea 124—127
— — axul animal-vegetativ 194
— epidermice, cheratinizate 152
— — în rădăcină 159
— — reagregarea 86
— efectoare 283
— foliculare 120, 121
— fotosensibile 318
— germinative 119
— interstițiale, la *Hydra* 100
— — la vertebrate 117
— parietale 222
— Schwann 284
— Sertoli 117
— ciuruite 190
Celularizare 111
Celuloză, la mixomicete 87
— în celulele vegetale 92
Centriol, în spermatozoizi 119
Centru nervos 263
Cerebel 353
Chemoautotrofi 48
Chemoreceptori 323
Cheratină 94, 149
Chimotripsină 224
Chimotripsinogen 225
Chironomus 206—207
Chist, amoebian 67
Chlamydomonas 56—58, 68—69
Chlorella 59
Chlorococcus 69
Chordata 173
Cili, bătăi metacrone 68
— corpii bazali 71
— la *Stentor* 72
Ciliate 63, 65, 111
— aparatul bucal 71—76
— fuziunea sexuală 77
— talia 80
Cîmpuri morfogenetice 203
Citoplasma, la bacterii 47
— la *Chlamydomonas* 56, 57, 68, 77
— oului animal 120
Ciuperci, nutriția 107
— diseminarea descendenților 362
— hifele 140
— creșterea apicală 160
Clivare, în oul animal 168, 195
Clonă 52, 54, 78, 112
Clorocruorină 259
Clorofilă 17
Cloroplaste 15, 17, 57, 71
Clostridium 49
Coelom 173
Coeziune, la organismele multicelulare 90
Cohlee 311
Colagen 92
Colenchim 192
Coleoptil 272
Colinesterază 302
Coloana vertebrală 173, 184
Colonie 112
— de bacterii 45
— de alge 85
— de celenterate 114
Competiție interspecifică 21
Comportament, controlul 230
— și sistemul nervos 357
— înnăscut 365
— de comunicare 366
Conklin, E. G. 174
Consum de oxigen 210
— tensiunea în apă 217
— și circulația 254
— și pigmenții respiratori 260
— curbele de echilibru 260
Conuri, în ochiul vertebratelor 317, 320
Convergență, în sistemul vizual 321
Cornee 181
Corpusculi Pacini 308
Cortex, cerebral 321
— organizarea topografică 345—346
— vizual 321
— plante 163
Cotiledoane 151
Creier, la vertebrate 172
— la nevertebrate 345
— la artropode 349
— la anelide 349
Creste neurale 171, 179
Creșterea, în dimensiuni 144, 146
— apicolă 159
— diferențiată 150—151
— și hormonii vegetali 270—278
— intercalară 151
Cristalin, în ochiul vertebratelor 181
— dezvoltarea 197
Cristalizarea, virusurilor 35, 38
Cromatofori 48
Cromozomi 71, 119, 203
— politenici 206
— experiențe de cartare 207
Curara 311
Curba de creștere 146—147
Cuticulă 92, 94
Ciclostomi 258

Dendrite 284
Depolarizare 297, 298, 306
Dezvoltare, la organisme unicelulare 69—77
— și diferențierea 70, 83, 178—186
— și creșterea 144, 146
— și creșterea diferențiată 150—160
— și mișcările morfogenetice 166—169
— și controlul diferențierii 193—200
— și modelarea 200—203

— și ereditatea 203—209
Diabet zaharat 278
Diastolă 256
Diatomee 58, 61, 71, 77, 106
Dictyostelium discoideum 86, 88, 96
Didynium 65
Diferențiere 70, 144, 178—193
— la *Volvox* 85
— la embrionul vertebratelor 179—185
— la plantele lemnoase 186—193
— controlul 193—200
Difuziune 217
Digestie 103
Dimensiuni, raportul suprafață/volum 106, 212, 216
— creșterea în 144—150
Dinoflagelate 58, 62, 106
Diploidie, la organismele unicelulare 77, 81
— în testicul 120
— la angiosperme 135, 136
— la mușchi 136
Diseminarea descendenților 142—143
Disociere oxihemoglobină 260
Disenterie, amoebiană 67
Dizaharide 222
Driesch, Hans 194
Drojdii 56, 69
Drosophila 206
Duramen 189

Echilibru Donnan 291
Echinoderme, fecundarea 124—126
— dezvoltarea 194
Ectoderm 98, 102, 169, 171, 192
Ecuația lui Nernst 292, 294
Efect Bohr 261
Efect Purkinje 320
Efectori 288, 325
Electroencefalogramă (EEG) 359
Electrod 289, 290
Eletroreceptori 325
Embrion, animal 135, 177
— la *Amphioxus* 169
— la vertebrate 170—174
— inducție 197—200
— vegetal 150
Endoderm, la *Hydra* 98, 102, 156, 169, 172, 192
— la plantele lemnoase 144
Endosperm 133
Energie, schimburi 215
Enterokinază 225
Enzime, la bacterii 55
— în spermatozoizi 126—127
— digestive 222—225
— proteolitice 49
Epidermă, la *Hydra* 169
— în rădăcină 159, 163, 192
— în tulpină 163, 192
— la *Amphioxus* 162
— la vertebrate 163
Epilobium 164
Epiteliu 102
— branhial 218
— olfactiv 323
Ereditate, și dezvoltarea 203—209
Eritrocite 149
Escherichia coli 50, 51, 54, 55, 63, 80
— și bacteriofagul 31, 41
— schimbul genetic 46
— formarea enzimelor adaptative 55
Eserină 304
Etologie 358
Eudorina 85
Euglenoide 62
Excitație 284—286

Facilitare 333, 341, 347
— în rețelele nervoase ale celenteratelor 347
Fascicule de fibre 181
Fecundare, la animale 124—127
— la plante 127, 136
Fertilizină 125
Fibre, la plantele lemnoase 189
— nervoase, vezi Axon 337
Fibrile musculare 327
Ficat, glicogen 214, 278
Filtrare, renală 257
Fitocromi 275
Flagel 47
— la bacterii 55
— la *Chlamydomonas* 56, 57
— la dinoflagelate 58
— în structura spermatozoidului 119
Flagelate 61
Floare, dezvoltarea 127
— formarea 275
— inițierea 277
Floem 156, 160
— în rădăcină 189, 192, 234
— în tulpină 244, 247
— diferențierea celulară 189—193
— translocația în floem 244, 247—249
Florigeni 277

Forța osmotică 234
Fosfat 60
Fotoautotrofie 48, 106
Fotoperiodicitate 275
Fotoreceptori 313, 314
Fotosensibilitate 275
Fotosinteza 15, 60, 106, 210, 225, 272
— la bacterii 61
— în frunze 213, 226
Fototropism 272
Fovea 314
Frisch, K. von 367
Fruct 135
Frunză 15
— dispoziția 163
— primordiile 163
— formarea 159, 163
— stomatele 225—226
Fucus 136, 160, 200
Fuziune sexuală 116, 138
— la organisme unicelulare 77—78

Galvani, L. 289
Gameți 116
— la *Hydra* 100
— diferențierea la animale 117
— la angiosperme 127—135, 136 (vezi și Ovul, Spermatozoid)
Ganglion 348
— optic 351—352
Gastrulare 178, 197
Geotropism 271
Germinație 133
Gibereline 272
Gineceu 128
Gîtuitură Ranvier 284
Glicogen 214
Globină 260
Globul polar 122
Glomerul 237
Glucagon 227, 279
Glucoză 214
Gonium 85
Gradient de concentrație 217
Grana 17
Grijă părintească 122, 141

Haldane, J. S. 228
Halofite 233
Haploidie, la organisme unicelulare 77, 81, 138
— la angiosperme 132
— la mușchi 136
Harrison, R. G. 182
Helmholtz, H. von 284
Hem 259
Hematii 253, 257
Hemocianină 259
Hemoglobină 204, 258
Heterotrofie 108, 216, 222
— la bacterii 53
— la protozoare 62
— la drojdii 56, 69
— la ciuperci 107
Hidrați de carbon, la plante 245
Hidroliză 222
Hifă 140
Hipofiză 279
Hipotalamus 279
Holtfreter, Johannes 177
Homeostazie 277—278
Homeoterme 212, 230
Hooke, Robert 192
Hormoni, definiție și funcții 266
— și controlul creșterii la plante 268, 270—278
— în reproducerea plantelor 268—277
— și homeostazia la animale 277—283
— adrenocorticotrop (ACTH) 280
— luteotrop 124
— de neurosecreție 281
— tireotrop 280, 281
— tropi 280
Hydra 100, 102, 150
— organizarea epitelială 98

Imprimare 361
Impuls nervos 286, 331
Individualizare 203
Inducție embrionară 197
Inhibiție, la nivelul sinapselor 306, 323
— în reflexele medulare 339
Inima 254—255
— reglarea activității 262, 335
— efectul adrenalinei 267, 335
— miogenă 255
— neurogenă 259
Insecte, transportul virusurilor 41
— polenizarea plantelor 184
— spiraculele 227
— creierul 345
Insulele lui Langerhans 224, 278, 279
Insulină 224, 278
Insumare spațială 344
Internod 159

Intestin 223
— la vertebrate 103, 171, 173
Insulina 238
Învățare 359
Ioni, absorbția în rădăcini 238
— în fluidele organismului 234
— reglajul renal 235
— echilibrul în sînge 280
— distribuția la nivelul membranei nervului 289
Iris 181

Kinetină 278
Koch, Robert 46
Krogh, August 217

Lăcustă 363
Lamela intermediară 92
Latența, la bacterii 53
— la protozoare 69
Lavoisier, A. 210
Leeuwenhoek, Anton von 44—45
Legea lui Fick 217
Leguminoase 50
Lemn 189
Lewis, Warren H. 196
Lichide extracelulare, la animale 250—251, 253
Lignină 94, 156
Lilium 132, 140
Lillie, R. S. 125
Limulus 322
Linnaeus, C. 23
Linia laterală, la pești 310
Lipază 224
Liză celulară 34, 40—41
Lizogenie 34
Loewi, Otto 335
Lorenz, K. 358
Lumina, absorbția în ocean 59—60
— și dezvoltarea plantelor 272
— și înflorirea 275—277

Macronucleu, la *Paramecium* 62, 80
Macrospori 132
Macrosporocit 129
Măduvă osoasă 259
Măduva spinării 180, 181, 337, 354
— formarea 172—173, 180, 184
— reflexele 326—327
Malarie 68
Malpighi, M. 247
Mangold, H. 197
Matrice cartilaginoasă 184
Mecanoreceptori 210
Meioza, în celulele germinative 117
Melanină 193
Membrană, permeabilitatea 302
— și conductibilitatea nervului 284—299
— depolarizarea 302
— și capacitanța nervului 295
— și rezistența nervului 295
Membrana tectorială 312
Membrana bazilară a cohleei 313
Meristem apical, în creștere 156, 160, 165, 166
— dominanța 271
Metabolism 209
— la organismele unicelulare 49—51
— și diferențierea 214
— și schimburile cu mediul 205—243
— și transportul intern 243—285
— aerob 210
— — la bacterii 48—51
— anaerob 210
— — la bacterii 52—55
Mezenchim 98, 183
Mezentere 172
Mezoderm 102, 170, 172
— diferențierea 183—186
Microelectrozi 289
Micronucleu, la *Paramecium* 80
Microscopie electronică, și virusurile 36
— și bacteriile 46—48
Microspori 129
Microsporocit 129
Miofibrile 327
Mioglobină 261
Miozină 185, 328
Mișcări, morfogenetice 166, 170
amiboide 156—178
Mitocondrii 71
Mixomicete 86, 143, 166
— agregarea 176
Modelare 200
Motivația 359
Mucoasă 103
Muguri, laterali 163, 166—178, 271
— multicelulari 114
— ai membrelor, la vertebrate 184
Mușchi, structura striată 148, 227
— metabolismul energetic 214
— capilarele din structură 254
— cardiac 255
— netezi 263, 334
— placa motoare 267, 299, 300, 304, 306, 336

Mușchi (cont.)
— contracții gradate 330, 332, 356
— receptorii musculari 310
— fusuri musculare 310, 338
— structura 340
— contracția 330
— inervația 331
— reflexele 336
Mușchii de crustaceu 308
Mușchi, diploidia 136
Mutația 15, 203—209
— la bacterii 54

Nayliss A. 267
Nefron 235, 238, 239
Neocortex 354
Nervi, motori 331—336, 337—340
— optici 321
— simpatici 324
— parasimpatici 324
Nervul vag 263, 335
Neuron, și conductibilitatea de membrană 284
— motor 284
— unipolar 284
— bipolar 284
Nevertebrate marine 48—61, 106—234
Nitrat 50
Nitrit 50
Nitrobacter 50
Nitrosomonas 50
Nod, al tulpinii 159
Nodul sinusal 255
Noradrenalina 261, 304
Notocord 171
— în inducția embrionară 197—200
Nucleu, la alge 57
— la ciliate 63
— multiplu 76
— al ovulului animal 193—194
— al tubului polinic 192
— repartiție tulburată 195
Nutriție, la bacterii 49—51
— la protozoare 56, 62
— la organismele heterotrofe 56
— și reproducerea 141—144
— fiziologia 219—225
Nystagmus 362

Obișnuință 342
Ocean, ca mediu 59—60
Ocitocină 280
Ochi, la vertebrate 180
— de tip cameră fotografică 313
— compus 322
— — la *Limulus* 322
Octopus, „complex vertical" 351
Oedogonium 92, 102, 151
Omatidie 322
Omogenitate genetică 138
Opercul 229
Os 98, 185
Osciloscop cu raze catodice 284
Oscul 288
Osmoreceptori 280
Otolite 311
Ovar, la animale 119
— la angiosperme 128
Ovogonie 278
Ovul 116, 120, 124, 135

Pancreas 224
Pandorina 85
Paramecium 65
— *aurelia* 80
Parazitism 109
— intracelular 32
— la protozoare 109
Parenchim, în ovarul de crin 129, 162, 189
— în rădăcină 153, 156
— în scoarță 156
— în tulpină 159
— în xilem 160, 192
— în phloem 160, 192
Partenogeneză 124
Pasteurella tularensis 46
Pasteur, Louis 44
Pavlov, I. P. 267
Pectină 92
Pelomyxa 65, 76
Pepsină 222
Pepsinogen 224
Peptidază 224
Perete celular 186, 189—191
Periciclu 159
Perioadă refractară 288
Peritoneu 103
Permeabilitate 232
Pești, utilizarea oxigenului 218
— sistemul circulator 249—262
Petale 128
Pheromone (feromoni) 278
Phycomycetes 107
Pigment, în cloroplaste 15
— la *Stentor* 72—76
— respirator 259
— fotosensibil 314—321
Pila voltaică 289

Pinocitoză 220
Pitulice 21
Placă laterală (mezoderm) 172
Placă motoare 267, 299, 304, 307
Placă ciuruită 248
Placentă 141
Plămîn 219
— reglarea funcțiilor 227
Planaria, fisiunea 113
Plante lemnoase, creșterea 145, 149, 157
— cambiul 157, 160—162, 187, 189
— creșterea secundară 160, 186
— și compușii azotați 243
— pitice 270
— dioice 133
Planulă 96
Plasma sanguină 257
Plasmodesme 40, 188, 247
Plasmodium vivax 70
Plathelminthes, vezi Viermi plați 109
Pneumococcus 48
Poikiloterm 212
Polen 129
Polipeptide 48—49
Polizaharide 48
Pompa de sodiu 292
Pori 190
— perechi 188
Porifera 109, 177, 288
Potasiu, la halofite 233
— și suprarenala 280
— și nervii 291, 296
Potențare 360
Potențial, de repaus 290
— generator 308
— de acțiune 287, 290
Presiune osmotică 68
— coloidală 256
— parțială radiculară 246
Profag 34
Protează 222, 224
Proteină, și virusurile 37, 208
— sinteza 208
— hidroliza 49, 242
Protiste 221
Protozoare 68, 80, 106
— heterotrofie 62, 65
— nutriție 62—65
— adaptarea la prădătorism 65—69
— reproducerea și dezvoltarea 69—80
Pseudomonas 49, 50
Pufe 207

Răspunsuri condiționate 359
Răspuns gradat 288
Răspuns optomotor 361
Rădăcină, creștere primară 151—160
— scufia 153
— celulele epidermice 233—234
— vîrful 152
— perii absorbanți 233
— muguri 163
— absorbția ionilor 233
— presiunea 246
Ramon y Cajal, S. 300
Raport suprafață/volum 212, 216
Reagregare 177
Receptori 307
Rechin 242
Recombinare genetică 15
— la bacterii 46
— la angiosperme 135
Reed, Walter 41
Reflexe 336
— monosinaptic 338
— polisinaptic 338
— rotulian 338
— „al briceagului" 340
— și taxiile 361
Regenerare, la *Stentor* 74
Renină 223
Reproducere 112
— la organisme unicelulare 39—80
— la *Volvox* 34
— la mixomicete 86—87
— la *Ulva* 97
— la *Hydra* 101
— forme 113—117
— mecanisme 117
— diversitatea ciclurilor 136—141
— aspectele nutriționale 141—143
Respirație, schimburi gazoase 217—219
— suprafețele de schimb 218—219
— reglarea 227
— transportul gazelor 258—281
— pigmenții 259
Retină 181, 197, 313—315
Retinal 318
Rhizobium 51
Rinichi 235
Rizoid 114
Rodopsină 318

Sac embrionar 131, 132
Sacula 311

Sămînță, formarea 150—151
— învelișurile 150
— maturarea 150
— efectul auxinei 271
Săruri de amoniu 49, 241
Schimburi cu mediul, necesitatea 216, 219, 225
— caloric 230
— dispozitive celulare 216—225
— reglarea 225—243
— la nivelul capilarelor 253
Schimburile gazoase, la plante 17
— la animale 217
— în contracurent 240
Scoarță 245
Selecția naturală 15, 19, 141
Sepale 128
Sepie, nervii mantalei 28
— axonii giganți 289
Schimb genetic 135
Sherrington, Sir Charles 337
Simbioză 50
Sinapsă 299, 306
Sincițiu, la ciuperci 108
Sînge, hemoglobina 260
— glicemia — 278
— plasma 238, 253, 257
— presiunea 257, 264
— dioxidul de carbon 261—262
— concentrația totală 279—280
— raportul sodiu-potasiu 281
— vezi și Sisteme circulatorii
Sinus venos 255
Sisteme circulatorii la animale 249
— dinamica 252
— transportul oxigenului 254, 260
— transportul dioxidului de carbon 254
— reglarea 262
Sistem de clasificare 22—27
Sistem endocrin 277
— vezi și Hormoni
Sisteme feedback, și hormonii animali 278, 281
— și „teoria sodiului" 293
Sistem nervos, formarea 171—174
— diferențierea 179—183
— și capilarele 253
— și sistemul endocrin 279
— sinapsa 299—307
— receptorii 307—325
— efectorii 325—336
— reflexele 336—342
— nivele de organizare 342—357
— și comportamentul 357—368
Sistem nervos autonom 281
Sistem nervos central 179
— creierul 172, 180, 181, 353
— măduva spinării 342, 353, 356
Sisteme de pierdere a căldurii 213, 215, 230
Sisteme de schimb în contracurent 240
Sistem simpatic 263, 281, 334
Sistem tampon 262
Sistem traheal al insectelor 227
Sistolă 256, 264
Smith, H. W. 238
Sodiu, la halofite 233
— și funcția renală 239, 280
— și funcționarea nervilor 292
Solul, și bacteriile 52
— și plantele 215
Soma 284
Somite 183
Sor, la mixomicete 86, 88
Spallanzani, L. 105
Spații extracelulare 250
Spectru de absorbție, al hemoglobinei 260
— al pigmenților vizuali 319
Spemann H. 197
Spermatozoid 116, 124
— și fecundarea 124—127
— și însămînarea 124
Spirogyra 136, 138, 139, 151
Spongieri *(Porifera)* 288
— reagregarea 177
— osculul 288
Spori 107, 141
— la bacterii 53, 55
— la amibă 89
— aerieni 142
Sporocite 136
Sporofit 141
Sporozoare 62, 68
Stamine 128
Stanley, Wendell 35, 38
Starling, E. 267
Statocist 310
Statolit 310
Stentor 72, 74
Steroizi 281, 282
Stil 128
Stolon 314
Stomată 225
Stres 281
Striații transversale, ale mușchilor 327
Styela 174

Suberină 16
Submucoasă 103
Substanță albă 182
Substanță cenușie 182
Suprarenala 281

Talamus 321
Tapetum 129
Taxii, și reflexele 361
Teaca gelatinoasă a oului la echinoderme 125
Teaca de mielină 284, 356
Tectum 354
Tegumente 135
Teoria „coeziune-tensiune" 246—247
Teoria „circulației în masă" 248—249
Teoria „sodiului" 293
Termite, și feromonii 278
Testicule 117
Testosteron 117
Tetanie 331
Tetrahymena paravorax 63
Teza lui Virchow 112
Tiroidă 281
Tiroxină 280—281
Tinbergen, N. 358
Tracheophyta 109
Tract corticospinal (piramidal) 354
Trahee 227
Traheidă 187, 245
Transfer nuclear 195
Translocația, substanțelor organice 247
Transmisia electrică 300
Transpirație 245
Transplantare 199
Transport activ 232, 241
— celular 243
— în fază lichidă 244
— în sisteme circulatorii 258
Trimetilamina, $(CH_3)N$, 241, 266
Tripsină 225
Tripsinogen 225
Trypanosoma 68
Tubul neural 171, 177, 179, 181
— și inducția embrionară 199
Tuburi ciuruite 247
Tulpină, alungirea 154, 159—160, 271
Tutun 133

Ulva, 94, 101, 102
— organizarea epitelială 97
— țesuturile 102
Unitate motoare 332, 334
Uree 241
Ureter 236
Urină 237, 238
Utricule 311

Vacuole, la protozoare 65
Vasoconstricție 256, 264
Vasodilatație 264
Vasopresină 280
Vene 252, 263
Ventilație 219
Ventricule 254
Vertebrate marine 240
Vesalius, A. 105
Veziculă optică 180, 196, 202
Viermi plați 109
Vilozități 223
Virusuri 32, 39, 41, 66
— parazitismul intracelular 32—35
— bacteriofagul 34
— izolarea și structura 35
— cristalizarea 35
— ciclul vital 38—42
— poliedroza la insecte 37, 41
— mozaicul tutunului 33, 40
— poliomielita 33, 36, 37, 40
— variola 37, 40
— febra galbenă 33, 36, 41
— modurile de transmitere 41
— originea 42
Vitelus 120, 194
— și blastodermul 169
— și axul animal-vegetativ 194
Viteza de conducere a nervilor 287
— la anelide și artropode 348—353
Vogt, Wilhelm 175
Volta, A. 289
Volvocales 83
Volvox 85, 96

Wilson, H. V. 177
Winogradsky, S. 50

Xilem, diferențierea celulară 94, 186, 189
— în rădăcină 156, 160, 234
— în tulpină 160, 244, 245
— translocația 247—249

Zigospor 138
Zigot, la animale 124, 127, 133, 136, 167
— la plante 133, 136
Zimogeni 224
Zone curente 190—191
Zoospori 69, 98